Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien

(Transplantationen zwischen *Triton* und *Amblystoma mexicanum*)

INAUGURAL-DISSERTATION

der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II DER UNIVERSITÄT BERN

zur

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

vorgelegt von

Siegfried ROSIN

von Worb (Bern)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1943

Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien

(Transplantationen zwischen *Triton* und *Amblystoma mexicanum)*

INAUGURAL-DISSERTATION
der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II DER UNIVERSITÄT BERN
zur
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
vorgelegt von

Siegfried ROSIN
von Worb (Bern)

Von der Philosophischen Fakultät II auf Antrag des Herrn Prof. Dr. F. Baltzer angenommen.

Bern, den 31. März 1943.

Der Dekan: Prof. Dr. R. SIGNER

Genf - Buchdruckerei Kundig - 1943

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatdruck aus: *Revue suisse de Zoologie*, T. 50, 1943.

LEBENSLAUF

Am 13. Juli 1913 wurde ich in Wuppertal-Elberfeld geboren. Ich besuchte in Biglen (Kt. Bern) die Primar- und Sekundarschule und trat dann in die Realabteilung des Städtischen Gymnasiums in Bern ein. Im Herbst 1933 bestand ich daselbst die Maturitätsprüfung. Nach einem Studiensemester an der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich, Abteilung für Grundbuchgeometer, trat ich in Bern in die Lehramtsschule ein, wo ich nach fünf Semestern im Frühjahr 1937 das Sekundarlehrerdiplom mathematisch-naturwissenschaftlicher Richtung erwarb. Das bernische Gymnasiallehrerexamen bestand ich im Mai 1941 in den Fächern Zoologie, Botanik und Mathematik, welche ich auch für das Doktorexamen gewählt habe.

Während drei Semestern war ich wegen Militärdienstes beurlaubt. Ein Semester studierte ich an der Universität Berlin.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546502_0022

Experimente zur Entwicklungsphysiologie der Pigmentierung bei Amphibien

(Transplantationen zwischen *Triton* und *Amblystoma mexicanum*)

von

Siegfried ROSIN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern) [1]

Mit 8 Tabellen und 42 Textabbildungen.

INHALT Seite

I. Einleitung und Fragestellung 488

II. Technisches 494

III. Experimente:

A. Die Einwirkungen verschiedener Gewebe des schwarzen Axolotls auf das Pigmentmuster von *Triton* 495

1. *Triton* mit Epidermisimplantat des schwarzen Axolotls 495

a) Methode. (Feinere Unterschiede zwischen Axolotl- und *Triton*-Epidermis) 495

b) Veränderungen des Pigmentmusters von *Triton* durch die implantierte Axolotl-Epidermis 499

Anhang: Die Vermehrung der Pigmentzellen . 505

c) Diskussion 509

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule.

2. *Triton* mit Myotomimplantat des schwarzen Axolotls 519

a) Methode. (Beschreibung feinerer Unterschiede zwischen *Triton*- und Axolotl-Myotomen) 519

b) Die Wirkung der implantierten Axolotl-Muskulatur auf das Pigmentmuster von *Triton* 522

c) Andere Einflüsse der fremden Muskulatur 523

d) Diskussion 524

3. *Triton*-Pigmentzellen im schwarzen Axolotl. Neuralleistenverpflanzungen 525

a) Methode 525

b) Die Verteilung der dermalen *Triton*-Melanophoren im fremden Axolotl-Körper 526

c) Die epidermalen Melanophoren 529

d) Diskussion 529

B. Die Einwirkungen verschiedener Gewebe von *Triton* auf das Pigmentmuster des schwarzen Axolotls 530

1. Schwarzer Axolotl mit Epidermisimplantat von *Triton* 530

a) Methode 530

b) Die Wirkung der *Triton*-Epidermis auf das Muster von Axolotl 531

2. Schwarzer Axolotl mit Myotomimplantat von *Triton* 531

a) Methode 531

b) Die Wirkung der implantierten *Triton*-Muskulatur auf das Pigmentmuster des schwarzen Axolotls . 535

c) Diskussion 535

3. Pigmentzellen des schwarzen Axolotls in *Triton*. Neuralleistenverpflanzungen 536

a) Methode. (Unterschiede zwischen *Triton*- und Axolotl-Pigmentzellen) 536

b) Die Beteiligung der Axolotl-Melanophoren an der Musterbildung der jungen *Triton*-Larve 538

c) Diskussion 539

C. Zusammenfassung der Ergebnisse und allgemeine Diskussion der in den Abschnitten A und B beschriebenen Experimente 540

D. Die Wirkung verschiedener Gewebe des weissen Axolotls auf die Pigmentierung 542

1. Die normale Pigmentierung des weissen Axolotls und bisherige Ergebnisse 542

2. Pigmentzellen des weissen Axolotls in *Triton* . . . 543

a) Die Beteiligung der Axolotl-Melanophoren an der Musterbildung in der jungen *Triton*-Larve . . . 544

b) Diskussion 548

3. Weisser Axolotl mit Epidermis des Molches 549

a) Methode 549

b) Die Wirkung der *Triton*-Haut auf die Pigmentierung des weissen Axolotls 549

Anhang: Die Beeinflussung der Pigmentierung des weissen Axolotls durch Epidermisimplantate der schwarzen Axolotl-Rasse 553

c) Diskussion 554

4. Die Pigmentierung von *Triton*-Larven mit Implantaten verschiedener Gewebe des weissen Axolotls (Epidermis, Mesoderm, Neuralleiste) 555

a) Methode 555

b) Ergebnisse 556

c) Diskussion 558

IV. Die Ausbildung des larvalen Pigmentmusters bei *Triton* (*alpestris* und *palmatus*) und beim Axolotl. Zusammenfassende Darstellung 559

1. Die Herkunft der Pigmentzellen 559

2. Das Ausschwärmen 561

3. Das Streifenmuster 562

4. Das diffuse Pigmentmuster der älteren *Triton*-Larve. Beziehung zwischen Melanophorenform und Wanderung 566

V. Zusammenfassung 572

VI. Literatur 576

I. EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG. [1]

Allgemeines.

Die Methode der Transplantation hat für die experimentelle Embryologie eine hervorragende Bedeutung bekommen. Durch solche Experimente kann man bei der Ausbildung eines Organsystems die Beteiligung der umliegenden Gewebe, die Wirkung der topographischen Lage und die eigenen Entwicklungsmöglichkeiten der betreffenden Zellen prüfen. Neben diesen entwicklungsphysiologischen Fragen sind es aber auch Probleme der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, die durch Transplantationsexperimente in einzigartiger Weise aufgegriffen werden können. Der Grad und die Art der Zusammenarbeit der Implantats- und Wirtsgewebe von Tieren verschiedener systematischer Einteilung kann zu genaueren Vorstellungen über den Verwandtschaftsgrad und damit über den Hergang der Artumbildung führen. Beide biologischen Teilgebiete, Entwicklungsphysiologie und Deszendenz, sind aber mit der Genetik verbunden; denn diese interessiert sich einerseits für die lange Kette der Genwirkungen während der ganzen Entwicklung eines Individuums, andrerseits aber für erblich bedingte Unterschiede verschiedener Individuen, Rassen und Arten.

Bei den Experimenten der vorliegenden Arbeit sind Molch und Axolotl, also Angehörige verschiedener Familien der Urodelen, verwendet worden. Es handelt sich demnach um xenoplastische Transplantationen. Führen schon heteroplastische Verpflanzungen zwischen verschiedenen Arten (vergl. Spemann 1921, 1936, dort weitere Literatur) zugleich in die Problembereiche der Entwicklungsphysiologie und Deszendenz hinein, so gilt dies in erhöhtem Mass für die Xenoplastik, indem hier die Bildung eines vom Nor-

---

[1] Diese Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. F. Baltzer entstanden. Ich möchte meinem verehrten Lehrer für die ständig bekundete Anteilnahme und die vielen Anregungen herzlich danken. Er hat mir freundlicherweise manches von seinem Material zur weiteren Beobachtung und Verarbeitung überlassen und während meiner Abwesenheit im Militärdienst die wichtigsten meiner eigenen Versuche weitergeführt.

Ich bin auch Herrn Prof. F. E. Lehmann für seine vielseitigen wertvollen Hinweise und Ratschläge zu herzlichem Dank verpflichtet.

maltyp abweichenden chimärischen Keimes Schlüsse sowohl auf den normalen Entwicklungsvorgang, als auch auf Entwicklungsdifferenzen systematisch wenig verwandter Formen gestattet (vergl. Baltzer 1942).

Die Pigmentierung der Amphibienlarven ist zur Untersuchung aus folgenden Gründen besonders geeignet:

1. Die Pigmentzellen können vom Zeitpunkt ihrer Ausfärbung an im lebenden Tier ständig beobachtet werden.
2. Es handelt sich dabei um einzelne oder nur locker miteinander verbundene Zellen, die sich zwischen den bestimmt begrenzten Geweben bewegen können.
3. Auch ein stark gestörtes oder abgeändertes Pigmentmuster beeinflusst die Lebenstüchtigkeit der Versuchstiere kaum.
4. Die präsumptiven Pigmentzellen, hier kurz als „Pro-Pigmentzellen" bezeichnet, liegen in den Wülsten der Neurula und sind daher einer Operation leicht zugänglich. Aus den Neuralwülsten entstehen allerdings noch andere Gewebe: Spinalganglien, Schwann'sche Scheidezellen, Mesenchym und das Viszeralskelett (Harrison 1938), welche in dieser Arbeit nicht berücksichtigt wurden.

Die Methode der Transplantation gestattet es, verschiedene allgemeine Probleme der Pigmentierung zu bearbeiten: Wie kommt das normale Pigmentmuster zustande ? In welcher Weise sind Eigenschaften der Pigmentzellen selbst und wie sind die umliegenden Organe beteiligt ? Bei der Verwendung verschiedener Arten kann diesen entwicklungsphysiologischen Fragen eine mehr auf die Deszendenz gerichtete angeschlossen werden: Worauf beruht der Pigmentierungsunterschied verschiedener Amphibienarten und inwiefern sind gleiche Grundzüge vorhanden ?

Spezielles.

Als Versuchstiere wurden einerseits *Triton alpestris* (Alpenmolch) oder *Triton palmatus* (Fadenmolch), andrerseits Keime der schwarzen oder weissen Rasse von *Amblystoma mexicanum* (Axolotl) verwendet.

Bei der Pigmentierung sind drei verschiedene Pigmentzelltypen beteiligt:

1. Braune bis schwarze Melanophoren. Sie bleiben beim Fixieren und beim Aufbewahren der Tiere in Alkohol oder Benzol unverändert und eignen sich daher besonders gut für genauere Untersuchungen.
2. Gelbe bis orange gefärbte Lipophoren. Ihre Farbe verschwindet in Alkohol rasch.
3. Glänzende Guanophoren. Bei längerem Aufenthalt der fixierten Tiere in Alkohol sind auch diese Zellen nicht mehr sichtbar.

Das allgemeinere Pigmentmuster von Molch und Axolotl ist von Baltzer (1941) beschrieben worden. Unterschiede in Form, Farbe und Verhalten der Melanophoren der beiden Gattungen hat der Verfasser (Rosin 1940) gegeben. Es kann daher hier, soweit nicht spezielle Merkmale in Betracht fallen, auf eine weitere Beschreibung verzichtet werden. Wo Zeitunterschiede beim Erscheinen der Pigmentzellen der verschiedenen Arten wichtig sind, wird bei der Besprechung der Experimente darauf hingewiesen.

Die Melanophoren werden ihrer Lage entsprechend verschieden benannt:

Die dermalen Melanophoren bilden das erste Pigmentkleid. Sie liegen unter der Grenzlamelle der Kutis, also zwischen Kutis und Epidermis [1]. Diese Melanophoren, die hier als dermale Melanophoren I bezeichnet werden, erzeugen das auffällige und charakteristische Pigmentmuster der jungen Larven. Beim Molch (*alpestris* und *palmatus*) bilden sie zunächst (Gläsner Stadien 29—42) jederseits einen Dorsalstreifen und einen Dotterstreifen (Abb. 7). Später lösen sich diese Streifen auf und die dermalen Melanophoren bedecken schliesslich ziemlich gleichmässig die Rumpfseiten. Wie in Abschnitt IV näher ausgeführt ist, erscheinen beim Übergang zu dieser diffusen Pigmentierung neue Melanophoren, die ebenfalls unter der Epidermis liegen, aber als dermale Melanophoren II bezeichnet werden.

Die beiden Molcharten unterscheiden sich in der Larvenpig-

[1] Die Bezeichnung „dermal" wird z. B. von Du Shane (1935) und Baltzer (1941) gebraucht. Elias (1936) erklärt diese Pigmentzellen als homolog zu den adepidermalen Melanophoren bei *Bombinator*, da sie auch zwischen Epidermis und Kutis liegen (vergl. Leuenberger 1942).

mentierung kaum. Höchstens ist die Menge der Pigmentzellen bei *Triton palmatus* etwas geringer als bei *Triton alpestris*.

In der Axolotl-Larve sind die dermalen Melanophoren vorerst gleichmässig über die Seiten verstreut und zeigen später besonders dorsal eine etwas unregelmässige Querbänderung (Abb. 23). Eine Längsstreifung tritt nicht auf.

Viel später als die dermalen Melanophoren erscheinen die epidermalen Melanophoren. Ihre Kerne, wie auch die wenigen schlanken Plasmaarme, liegen zwischen den Epidermiszellen. Sie treten bei der etwa einen Monat alten Molch-Larve zuerst im Kopf auf und überziehen allmählich die ganze von dermalen Melanophoren besiedelte Rumpfhaut mit einem mehr oder weniger dichten Netz. Ein besonderes Muster bilden sie nicht.

Die epidermalen Melanophoren des Axolotls erscheinen früher als diejenigen des Molches. Man kann sie schon nach zehn Tagen auf der Oberseite des Kopfes feststellen.

Durch den auffallenden Musterunterschied der dermalen Melanophoren bei der Molch- und der Axolotl-Larve stellen sich folgende spezielle Fragen: Wie kommt das Streifenmuster der Molch-Larve zustande ? Wie sind Epidermis, Muskulatur, Entoderm, Neuralrohr oder andere Gewebe daran beteiligt ? Worin liegt der Zeichnungsunterschied der Molch- und Axolotl-Larven begründet ?

Twitty (1936) und Twitty und Bodenstein (1939) haben Experimente zur Klärung ähnlicher Probleme an drei verschieden pigmentierten kalifornischen Molcharten unternommen. Diese unterscheiden sich folgendermassen: Junge *Triturus torosus*-Larven zeigen ein ausgesprochenes Streifenmuster, ähnlich wie *Triton alpestris* oder *palmatus*, jedoch ist der Dotterstreifen nur schmal. Bei *Triturus rivularis* sind die Melanophoren von Anfang an diffus über die Seiten verstreut. Hier ist also die Besiedelung ähnlich wie beim Axolotl. Das Muster von *Triturus similans* hält etwa die Mitte zwischen den andern Arten. Twitty kommt zu folgenden Schlüssen: 1. Nach den früheren Arbeiten von Harrison und Du Shane ist ein ektodermaler Einfluss für die Ausbildung der Pigmentsubstanz nötig; auf die Verteilung der Zellen, d. h. auf das Muster jedoch wirkt, wie die Twitty'schen Arbeiten zeigen, das Ektoderm nicht ein. Wird z. B. homoplastisch Seitenepidermis auf den Rücken verpflanzt, so stört sie die Bildung der Rückenstreifen nicht. Wird ferner Epidermis zwischen den drei

verwendeten, verschieden pigmentierten Arten ausgetauscht, so erleidet wieder das artspezifische Muster keine Änderung; es ändert sich höchstens die Zahl der Pigmentzellen. 2. Zur Bildung der schmalen Dorsalstreifen von *Triturus torosus* ist sowohl das Neuralrohr, wie auch die Muskulatur nötig. Darnach stellt sich die Frage, ob die Differenzen in der Musterbildung durch Artunterschiede in diesen Nachbarorganen hervorgerufen werden. Dies ist nach TWITTY nicht der Fall. 3. Transplantationen der Neuralleiste zeigen nämlich, dass die Unterschiede des Pigmentmusters der drei verwendeten Arten nur in den Pigmentzellen selbst liegen, während Einflüsse der umliegenden Gewebe bei allen drei Arten zwar vorhanden, im wesentlichen aber gleich sind (TWITTY 1936, S. 294).

TWITTY hat also gezeigt, dass die umliegenden Organe bei der Musterbildung mitwirken, dass es jedoch bei den Unterschieden im Muster der beteiligten, nah verwandten Arten auf die Pigmentzellen selbst ankommt.

Wie aus der vorliegenden Arbeit zu sehen ist, gestattet die Kombination Molch - Axolotl weitere Einblicke in die Faktoren der Pigmentmusterbildung. Die entscheidende Fragestellung ist folgende:

Die Pigmentzellen wandern aus der Neuralleiste nach ventral über die Myotome hinweg und ordnen sich bei der jungen Molch-Larve zum Teil auf dem Entoderm zu den Dotterstreifen, zum andern Teil aber auf dem Rücken zu den Dorsalstreifen an. Auf der ganzen Seitenpartie der Muskulatur sind keine Melanophoren zu sehen. Es lag nahe, anzunehmen, dass bei der Bildung dieser Streifen artverschiedene Einflüsse der Muskulatur oder der Epidermis oder beider Nachbargewebe zusammen die Hauptrolle spielen würden. Zur Untersuchung waren also Transplantationen dieser verschiedenen Nachbargewebe nötig.

Die Wirkung der den Pigmentzellen innewohnenden Faktoren musste bei der Verpflanzung der Neuralleisten selbst erscheinen, da so nach dem Ausschwärmen den Pigmentzellen eine in allen Teilen fremde Umgebung gegenüber steht. Die folgenden Kapitel sollen zeigen, wie die Versuche ausgeführt wurden und was für Ergebnisse sie zeitigten.

Die beiden verwendeten Formen gehören zu verschiedenen Urodelenfamilien, Axolotl zu den *Amblystomidæ*, *Triton* zu den *Sala-*

mandridæ. Beide Arten können sowohl als Spender des Implantats, wie als Wirt verwendet werden. Wenn vom Axolotl die schwarze und weisse Rasse benützt wird, ergeben sich für Epidermis, Muskulatur und Neuralleiste zwölf einfache Kombinationen:

Triton mit Implantat von Epidermis, Muskulatur oder Neuralleiste des schwarzen oder weissen Axolotls;

Schwarzer oder weisser Axolotl mit Implantat von Epidermis, Muskulatur oder Neuralleiste von *Triton*.

Versuche, welche die Rolle des „Dotterbereiches“ [1] bei der Bildung des Pigmentmusters klarstellen könnten, wurden bisher noch

Tabelle 1.

Entwicklungsstadien von *Triton* und *Amblystoma* nach Gläsner, Glücksohn und Harrison.

Gläsner: 15—16° C; *Triton taeniatus*.
Glücksohn: 19—21° C; *Triton taeniatus*.
Harrison: *Amblystoma punctatum*.

Gläsner		Harrison	Gläsner		Glücksohn		Gläsner		Glücksohn	
Alter Tg. St.	Stad.	Stadien	Alter Tage	Stad.	Alter Tage	Stad.	Alter Tage	Stad.	Alter Tage	Stad.
1.18	12	12	9	29			34	45	27	49
Ende Gastrula			10	31			37	46	28	50
2. 7	13	14	11	32	7	36	38	47	31	51
2.20	14	15	12	33	8	37			32	52
Breite Neuralplatte			13	34	9	38	40	48	33	53
3	15		Kurze Vorderbein-				41	49	35	54
3. 4	16	16			stummel				36	55
3. 6	17	18	14	35			42	50	40	56
3. 8	18	19	15	36	10	39	Hinterbein 3-zehig			
Neuralwülste			16	37	11	40	43	51	43	57
geschlossen			17	38	12	41			47	58
3.12	19	20	18	39	13	42	48	52	56	59
3.20	20	22	20	40	14	43			66	60
4	21	24	Vorderbein 2-zehig						74	61
4.12	22	26			15	44	60	53	110	62
5	23	?	21	41	16	45	65	54		
6	24	?	25	42	19	46	70	55		
7	26	?	28	43	23	47	75	56		
8	27	?	Zerstreutes Pigment-				Äussere Kiemen ver-			
Beginn der Pigmentierung. Streifenmuster.			muster. Vorderbein: 4. Zehe angelegt.				schwunden.			
			31	44	25	48				

[1] Als „Dotterbereich“ oder kurz “Dotter“ wird die seitliche, dotterhaltige Entodermwand der jungen Larven bezeichnet, die von einem äusserst dünnen

nicht ausgeführt. Jedoch machen die Resultate der verschiedenen bereits durchgeführten Experimente die wichtige Rolle dieses Bezirkes schon recht deutlich. Wünschenswert wäre eine gleichmässige Durchführung aller Verpflanzungsmöglichkeiten in grösseren Serien gewesen. Leider war dies nicht möglich, da die Arbeiten zahlreiche Unterbrechungen erfuhren.

Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Molch-Larven wurden nach Gläsner (1925) benannt. Da in der Arbeit von Glücksohn (1931) die späteren Stadien viel schärfer charakterisiert sind, sei hier eine Vergleichstabelle (nach Glücksohn) wiedergegeben. Für ganz junge Keime von *Amblystoma mexicanum* können die Tafeln von Harrison gebraucht werden. Bei älteren *mexicanum*-Larven sind aber diese für *Amblystoma punctatum* hergestellten Tafeln nicht mehr brauchbar. Die Stadien können nur noch durch ihr Alter gekennzeichnet werden. Die Temperatur (um 19° C) wurde allerdings bei der Aufzucht nicht konstant gehalten, war jedoch jeweilen bei den Versuchs- und Vergleichstieren innerhalb der gleichen Serie dieselbe.

II. TECHNISCHES.

Die Molche wurden wenn nötig durch Injektion eines kleinen Stückchens fein zerriebenen Gewebes von Hypophysenvorderlappen eines Schweines oder Kalbes zur vermehrten Eiablage gebracht. Die Operationstechnik ist die gleiche, wie sie von Baltzer (1941) beschrieben wurde. Jedoch wurde an Stelle der Holtfreter'schen Zuchtlösung auch Lehmann'sche Lösung (Lehmann 1937) mit gutem Erfolg verwendet.

Als sehr einfache und für Übersichtsbilder vorzügliche Fixierung hat sich die Methode nach Bouin-Langeron bewährt (Romeis, S. 72). Für junge Larven, Fixierung 6 Stunden; geringes Schrumpfen, kein Wässern, keine Jodbehandlung. Die sehr schöne und zugleich unkomplizierte Dreifärbung Boraxkarmin-Anilinblau-Orange liefert klare Schnittbilder. Stückfärbung: Boraxkarmin. Schnittfärbung: in ungemischt essigsauren Lösungen von Anilinblau (3 Sekunden) und von Orange (2 Sekunden). Im übrigen Romeis, S. 267.

Um das Pigmentmuster als Ganzes untersuchen zu können, wurde bei einigen mit Boraxkarmin vorgefärbten Larven die Haut abgezogen. Zu diesem Zwecke sind die fixierten Tiere aus dem Paraffin oder Alkohol wieder in Wasser zurückgeführt worden, um die Haut weich zu machen. Auf einer Watteunterlage wurde sie mit spitzen Glasnadeln oder dünnen

---

Häutchen Seitenplattenmesoderm, der späteren Cölomauskleidung, bedeckt ist. Die Pigmentzellen des Dotterstreifens liegen zwischen diesem Mesodermhäutchen und der Epidermis.

Platinstiften (vergl. Baltzer 1941, S. 419) auf der Bauchseite aufgeschlitzt und von den Rumpfseiten abpräpariert. Besonders die dünnen, ventralen Muskelschichten sind oft schwer abzulösen, und die Haut reisst leicht ein. Aber die dermalen Melanophoren bleiben zum grössten Teil am Präparat haften, so dass das gesamte Pigmentmuster des Rumpfes als Flachpräparat unter dem Mikroskop untersucht werden kann. Nur dorsal, wo sich die Haut an der Basis des Flossensaums abhebt, bleiben die Pigmentzellen auf der Muskulatur liegen. Die Plasma- und Dotterfärbung der Hautstücke mit stark verdünntem Anilinblau-Orange und das Hinaufführen des Präparates über Alkohol in Benzol, Xylol und Kanadabalsam wurde auf einem Objektträger vorgenommen. Dabei kann durch Absaugen der Flüssigkeit die sich leicht einrollende Haut gestreckt werden. Nicht zu dunkle, aber gut gefärbte Hautpräparate junger Larven sind sehr wertvoll und viel leistungsfähiger als Schnitte.

Einige Axolotl mit Implantaten wurden als 5 Monate alte Tiere mit Thyroxin zur Metamorphose gebracht. Jede Larve kam zunächst in eine Konzentration von 1 : 20.000.000 (200 ccm). Dann wurden in den ersten zehn Tagen viermal 10 bis 20 ccm einer Lösung von 1 : 500.000 zugegeben. Am zwölften Tag wurde die Lösung ersetzt und zugleich ihre Konzentration auf 1 : 1.000.000 erhöht. Dann wurde der Lösung im Abstand von je zwei Tagen wiederum viermal 10 bis 20 ccm 1 : 500.000 zugesetzt. Nach drei Wochen war die Metamorphose vollzogen. Im Ganzen wurde pro Tier 0,42 mg Thyroxin dargeboten. Es ist aber unbekannt, wie viel beim Wasserwechsel (nach den ersten 0,12 mg) verloren ging und wieviel nach der Metamorphose noch übriggeblieben ist. (Nach Marx 1935 metamorphosieren 10 g schwere Axolotl in drei bis vier Wochen nach Injektion von 0,03—0,1 mg Thyroxin in die Leibeshöhle.)

III. EXPERIMENTE

A. DIE EINWIRKUNGEN VERSCHIEDENER GEWEBE DES SCHWARZEN AXOLOTLS AUF DAS PIGMENTMUSTER VON TRITON.

1. Triton mit Epidermisimplantat des schwarzen Axolotls.

a) Methode.

Operation.

Bei den zwölf vorliegenden Fällen wurde in Stadium Harrison 15—16, also bei gut ausgebildeten, aber voneinander noch entfernten Neuralwülsten ein Epidermisstück der präsumptiven Rumpfseite von *Triton*

alpestris ersetzt durch Epidermis eines etwa gleich alten Axolotl Keimes der schwarzen Rasse. Die Epidermis war schlecht vom unterlagernden Mesoderm zu trennen, so dass oft etwas Wirtsmesoderm mit entfernt und die Axolotl-Epidermis mit etwas Axolotl-Mesoderm implantiert wurde.

Die Untersuchungen von YAMADA (1937) zeigen aber, dass diesem Unsicherheitsfaktor für die vorliegenden Versuche keine wesentliche Bedeutung zukommt. YAMADA stellte für *Triton alpestris* fest, dass im Stadium Harrison 15 die seitliche Grenze des Ursegmentmaterials mit der Grenze der Medullaranlage zusammenfällt. Während der weiteren Neurulation konvergiert die Medullaranlage schneller als das dorsale Mesoderm (YAMADA, S. 163), so dass in Harrison 16 die äussere Grenze des Ursegmentmaterials etwas ausserhalb der Medullarwülste liegt. Also kann das anhaftende Mesoderm bei Transplantationen von Seitenepidermis im Stadium Harrison 15—16 nur Seitenplattenmesoderm sein, oder höchstens noch den untersten Muskulaturrand bilden.

Bei der weiteren Entwicklung wird die Epidermis über die vorher unter der Medullarplatte gelegene Muskulatur hinaufgezogen. Diese verschiebt sich damit samt dem Seitenplattenmesoderm nach ventral; das Epidermisimplantat wird infolgedessen von Wirtsmuskulatur unterlagert. Betreffend die breiten pigmentlosen Muskulaturzonen ist also das Experiment sicher rein. Höchstens der ventrale Muskelrand und das Peritoneum kann zum Teil aus Spendergewebe bestehen.

In zwei Fällen wurde „reine Bauchepidermis" auf die Seiten gepflanzt. In diesem Entwicklungsstadium reicht aber das Mesoderm in ganz dünner Schicht bis ventral, so dass es hier dennoch möglich ist, dass dem Epidermisstück etwas von dieser dünnen Mesodermschicht unbemerkt anhaften kann. Da aber das Mesodermmaterial als Muskulatur, Vornierenmesoderm und ventrales Mesoderm nach dem Erscheinen der Medullarwülste schon festgelegt ist (YAMADA 1937), kann es sich höchstens um ventrales Mesoderm handeln, welches vom Bauch mitgenommen wurde und sich als solches weiter entwickelte. Fremde Muskulatur kann aus dem mitgenommenen Implantatmesoderm nicht entstehen.

Feststellung des Implantatbereichs. Feinere Unterschiede zwischen Axolotl- und Triton-Epidermis während der Larvenentwicklung.

Um eine eventuelle Wirkung der implantierten Axolotl-Haut auf das Pigmentmuster des Molches feststellen zu können, ist ein genauer Nachweis des Implantatbereichs in den verschiedenen Pigmentierungsstadien notwendig. Wir schicken deshalb eine Übersicht über Unterscheidungsmerkmale voraus.

Vor der Operation wurde jeweils Wirt oder Spender mit Nilblausulfat gefärbt. So konnte in den ersten Tagen nach der Operation die Lage des Implantats gut verfolgt werden. Zur Zeit der Pigmentausbildung

aber ist von dem Farbunterschied nur dann noch etwas zu sehen, wenn die Färbung ganz besonders stark war. In andern Merkmalen unterscheidet sich in diesem Stadium die Axolotl-Haut am lebenden Tier nicht von der *Triton*-Haut.

In jungen Larvenstadien kann aber nach Abziehen der Haut (Technik, siehe S. 494) die Implantatgrenze unter dem Mikroskop auf Grund von feineren Artunterschieden im Bau der Haut wieder gezogen werden.

Die folgende Zusammenstellung der Unterscheidungsmerkmale ist anhand von neun Hautpräparaten der Stadien Gläsner 29—43 hergestellt worden. Für einzelne Charaktere der genannten Stadien, siehe Tabelle 1, S. 493.

Merkmale, die in diesem Entwicklungsabschnitt vom Alter unabhängig sind:

1. Die *Triton*-Kerne enthalten keine oder dann mehrere kleine Nukleolen, die Axolotl-Kerne jedoch zwei deutliche, ziemlich grosse Nukleolen. Die Deutlichkeit dieses Merkmals hängt von der Stärke der Färbung und von der Differenzierung ab.

2. Die Kerne der Axolotl-Epidermis sind bei gleicher Unterlage etwas weniger abgeflacht als die oft sehr flachen *Triton*-Kerne. Dadurch erscheinen sie etwas dunkler (Abb. 1 *a*) und eventuell ganz wenig kleiner im Durchmesser. Die zweischichtige Haut ist beim Axolotl dicker, da die Kerne häufiger übereinander liegen als beim Molch, wo sie durch ihre versetzte Lage lange eine Einschichtigkeit vortäuschen.

Merkmale, die nur für eine kürzere Zeitspanne gelten:

1. Gläsner 29. *Triton*-Epidermis noch mit Dotterkörnern, Axolotl-Epidermis ganz ohne solche.

2. In der *Triton*-Epidermis der Stadien Gläsner 29—42 liegen viele Vakuolen (Abb. 1 *a* u. *b*, Tr.Vak.), an deren Rand sich oft primäres Pigment, eventuell mit Resten der Vitalfarbe ansammelt. Besonders ventral sind solche Pigmentkreise häufig. Später (Gläsner 42/43—43) enthält die *Triton*-Epidermis nur noch ventral einige wenige Vakuolen, meist ohne Pigmentierung.

Demgegenüber weist die implantierte Axolotl-Haut aller dieser Stadien keine oder nur sehr wenige Vakuolen und keine Pigmentringe auf (Abb. 1 *a*, Ax.Vak.).

3. Leydig'sche Sekretzellen sind in den Stadien Gläsner 37—40 nur in der Molch-Haut vorhanden, fehlen aber in diesen Stadien noch in der Axolotl-Haut. Sie erscheinen zuerst zerstreut in der Myotomzone und fallen im Hautpräparat durch den grossen rundlichen Plasmahof auf, dessen Durchmesser das zwei- bis dreifache des Kerndurchmessers be-

trägt. Die Kerne der Leydig'schen Zellen sind runder und etwas kleiner (kugeliger) als die umliegenden gewöhnlichen Epidermiskerne (Abb. 1 *b*, LZ).

Im Stadium Gläsner 38—39 sind die Leydig'schen Zellen von der Dottergrenze bis knapp über den Dorsalstreifen unregelmässig verteilt, oft mit grösseren Zwischenräumen. Sie sind stark in Teilung begriffen, da häufig zweikernige Zellen beobachtet werden können und alle Übergänge bis zu zwei nebeneinander liegenden Leydig'schen Zellen vorkommen. Im Stadium Gläsner 40 bilden sie, besonders im Mittelrumpf, eine wabige Struktur (Abb. 1 *b*), d. h. sie liegen dort so dicht, dass die plasmaarmen Epidermiszellen einreihige Kränze um den Plasmahof der Leydig'schen Zellen bilden. Auf der Bauchseite (Abb. 1 *a*) und im oberen

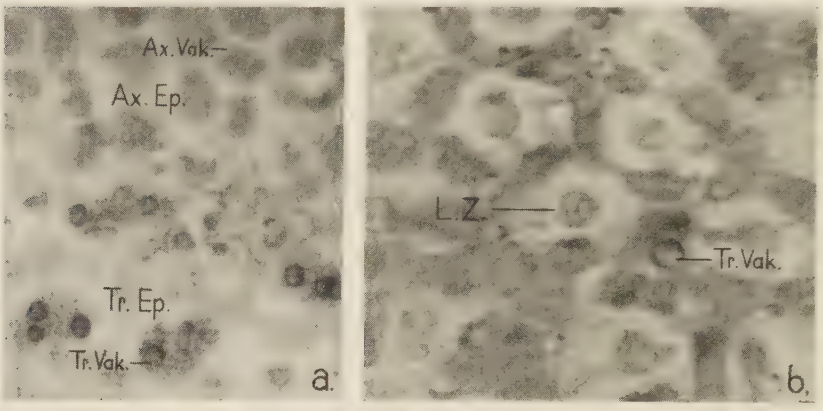

Abb. 1.

Hautpräparat 6.1. Gläsner 40. *Triton alpestris* mit Implantat von Axolotl-Epidermis (vergl. Abb. 4).

a) Epidermis der ventralen Implantatgrenze. Obere Hälfte: dunkel gefärbte Kerne der implantierten Axolotl-Epidermis (Ax.Ep.) mit wenigen, kaum sichtbaren Vakuolen (Ax.Vak.). Untere Hälfte: schwach gefärbte Kerne der *Triton*-Epidermis (Tr.Ep.). Viele Pigmentgranula besonders am Rande der Vakuolen angesammelt (Tr.Vak.).

b) Leydig'sche Zellen (*L.Z.*) in der *Triton*-Epidermis der Myotomzone. 535 ×.

Teil des Flossensaumes fehlen sie. Hier ist die Epidermis regelmässig und dicht mit Kernen besetzt. Das Merkmal kann also in diesen Teilen nicht benützt werden.

Im Stadium Gläsner 42 beginnen auch in der implantierten Axolotl-Epidermis einzelne Leydig'sche Zellen sichtbar zu werden, die erst einen geringen Plasmahof aufweisen. Aber schon in Gläsner 42/43 ist die Zahl etwa die gleiche wie beim Molch. Sie lassen sich aber bald von den Leydig'schen Zellen des Molches unterscheiden, indem ihr Plasma von

deutlich gefärbten Flocken erfüllt ist. Verbreitung: ventral der Dotterpigmentlinie sind beim Molch nur wenige, erst in Bildung begriffene Leydig'sche Zellen zu sehen. Reicht das Axolotl-Implantat weiter ventral, so ist es doch noch stark mit Leydig'schen Zellen besetzt.

Eine Larve (2 B 1) wurde im Stadium Gläsner 41/42 in Schnitte zerlegt. In ihnen ist die Axolotl-Epidermis an ihrer bedeutenderen Dicke erkennbar. Es bestätigt sich, dass die Kerne der Axolotl-Epidermis viel kugeliger sind gegenüber den mehr linsenförmigen von *Triton*.

In älteren Larven kann die Axolotl-Haut im *Triton*-Wirt wieder im lebenden Zustand erkannt werden. Sie erscheint fahler und opaker als ihre Umgebung.

Nach der Metamorphose ist sie am lebenden oder konservierten Tier noch deutlicher zu umgrenzen, da sie glänzend und glatt geworden ist, im Gegensatz zu der *Triton*-Haut, welche durch Epidermishöcker und vorstehende Hautdrüsen matt und rauh erscheint (Abb. 2). Die Übertragung auf das junge Larvenstadium gibt für dieses allerdings nur ungefähre Grenzen an.

Abb. 2.

11 β a 9. Metamorphosierter *Triton palmatus* mit Implantat von Epidermis und Neuralwülsten des schwarzen Axolotls (I). Vorne beidseitig, hinten nur links. Nach der Metamorphose wird das Axolotl-Implantat glatt und glänzend. Die Axolotl-Melanophoren sind nach vorne bis zur Kopfmitte (→), nach hinten bis in den Schwanz ausgewandert. 5 ×.

b) Veränderungen des Pigmentmusters von Triton durch die implantierte Axolotl-Epidermis.

Abänderungen des Musters in jungen Larven. Gläsner 29—42.

Das Rumpfpigment bildet in dieser Zeit beim Molch, wie schon erwähnt wurde, das charakteristische Streifenmuster. Durch implantierte Axolotl-Haut werden einige Änderungen in der Musterbildung hervorgerufen. Die Art dieser Änderungen steht mit der

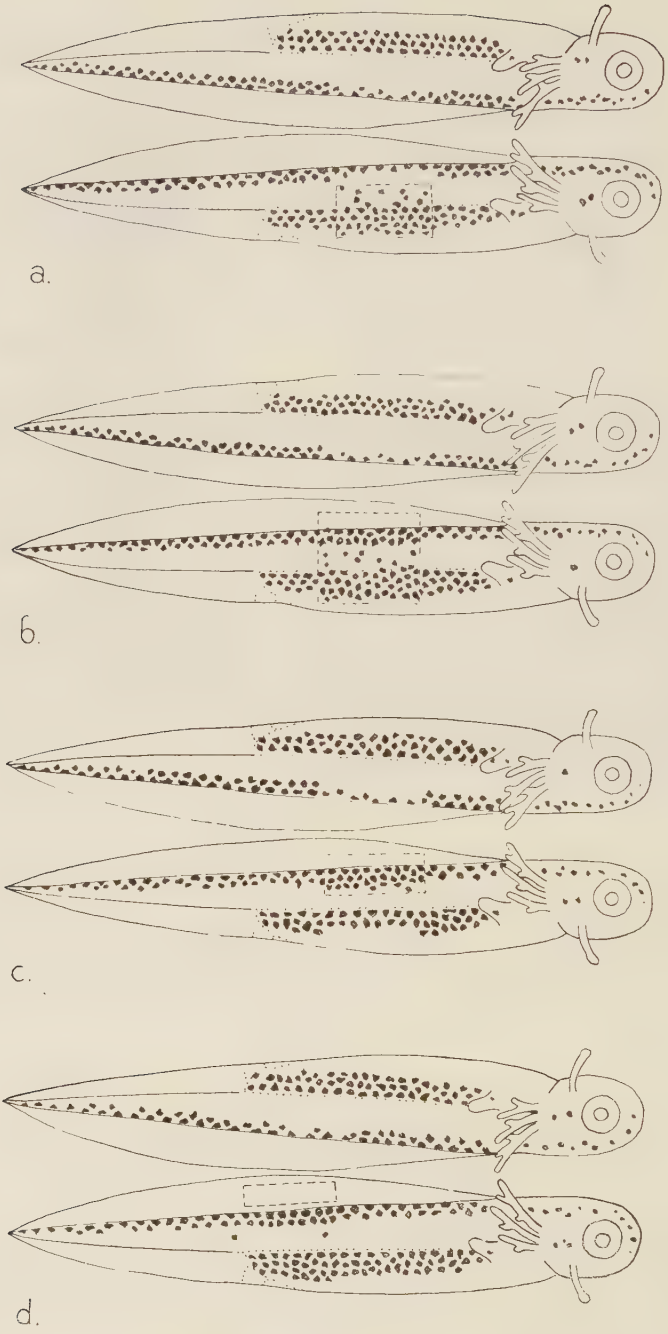

Abb. 3.

genaueren Lage und dem Umfang des Implantats in Zusammenhang.

In Tabelle 2 sind die Fälle mit einseitigem Implantat zusammengestellt, wobei die Breite der Streifen und wenn möglich die Zahl der Melanophoren entsprechender Bereiche auf der Implantat- und Gegenseite verglichen wurden. Die Zeichen für vermehrte Pigmentzellenzahl (+) oder für Verminderung der Pigmentzellen (–) beziehen sich nur auf die Querzone, in welcher das Implantat liegt, und gelten für die angegebenen Entwicklungsstadien. Rechts vom Doppelstrich ist die Pigmentierung des Dorsal- und Dotterstreifens der nicht operierten Seite eingetragen, links diejenige der Implantatseite. Hier ist überdies die Myotombahn angeführt, da sich gerade auch in ihr Abweichungen vom Wirtsmuster vorfinden. Die wagrechten Balken geben die dorsoventrale Ausdehnung des Implantats in bezug auf die Pigmentstreifen an.

In den gut gelungenen Photographien konnten die Pigmentzellen entsprechender Bereiche beider Seiten ausgezählt werden. Aus den so erhaltenen Zahlen liess sich das Verhältnis der Pigmentzellen der Implantatseite zur Gegenseite (I/N) berechnen. Dieser Wert zeigt also, wie vielmal mehr Pigmentzellen in dem angegebenen Stadium und Körperbereich auf der Implantatseite liegen als auf der Gegenseite. Wenn möglich wurden für das gleiche Versuchstier zwei Entwicklungsstadien benützt, um eine eventuelle Änderung des Zahlenverhältnisses feststellen zu können.

Auf Abb. 3 *a*—*d* ist für die wichtigsten Gruppen von Tabelle 2 in

---

Abb. 3.

Schemata zu Tabelle 1. Das umrandete Feld gibt die Lage der implantierten Axolotl-Haut an.Wirt: *Triton*.

3 *a*. Fälle Nr. 1—4. Beispiel Nr. 4. Siehe Abb. 8. Das Implantat bedeckt den Dotterstreifen und die ventrale Hälfte der Seitenmuskulatur. Wirkung: Unter dem Implantat ist der Dotterstreifen etwas breiter als normal und auf der Muskulatur liegen viele Pigmentzellen. Dagegen sind beide Dorsalstreifen in der Rumpfzone des Implantats etwas schmaler.

3 *b*. Fälle Nr. 6—8. Beispiel Nr. 6. Siehe Abb. 4. Das Implantat reicht von ventral bis in den Flossensaum. Wirkung: Unter dem Implantat ist der Dotterstreifen viel, der Dorsalstreifen wenig breiter als normal, und auf der Muskulatur liegen viele Pigmentzellen. Einen ziemlich starken Pigmentausfall zeigt der Dorsalstreifen der Gegenseite.

3 *c*. Fälle Nr. 9 und 10. Beispiel Nr. 9. Siehe Abb. 5. Das Implantat bedeckt nur den dorsalen Teil der Muskulatur. Wirkung: Der Dorsalstreifen ist unter dem Implantat viel breiter als normal. Ein ziemlich starker Ausfall an Pigmentzellen ist im Dorsalstreifen der Gegenseite und im Dotterstreifen der Implantatseite festzustellen.

3 *d*. Fall Nr. 11. Siehe Abb. 7. Das Implantat wurde in den Flossensaum abgehoben. Wirkung: Dotter- und Dorsalstreifen sind auf der Implantatseite etwas breiter, auf der Gegenseite ein wenig schmaler.

je einem Beispiel die Lage des Implantats und die Wirkung auf die Pigmentzellen schematisch dargestellt. Das Implantat ist stets auf der rechten Körperseite eingetragen. Die linke Körperseite ist direkt daneben eingezeichnet, damit die Pigmentierung derselben Querzone verglichen werden kann.

Tabelle 2.

Der Einfluss der Axolotl-Epidermis auf die Pigmentierung von *Triton*.

Nr.	Fall	Implantatseite			Gegenseite		I/N	Entwicklungsstadien	Ausdehnung des Zählbereiches
		Dotterstreifen	Muskulatur	Dorsalstreifen	Dorsalstreifen	Dotterstreifen			
1	2 A	+++	+	–	– –	o		Gl. 35	nicht ausgezählt
2	2 B 1	++	++	–	–	o	1,4 1,2	Gl. 35 Gl. 41	in 9 Segmenten ohne Dorsalstreifen
3	ase 3 vorne (Abb. 7)	+++	++	– –	o	–	1,4 1,2	Gl. 33 Gl. 39	Vorderrumpf
4	ase 5 vorne (Abb. 8)	++	+++	– –	– – –	o	1,3 1,2	Gl. 32 Gl. 39	nur auf Dotter u. Myotomen ca. ¾ Rumpf
5	6. 2	++	+++	++	– –	o		Gl. 35	nicht ausgezählt
6	6. 1 (Abb. 4)	+++	+++	+	– –	o	1,5	Gl. 35	nur Implantatbereich
7	ase 2	+++	++	o	o	– –	1,2 1,4	Gl. 39 Gl. 39	ganzer Rumpf nur Implantatbereich
8	ase 6 (Abb. 6)	++	++	++	++	– – –	1,3	Gl. 29	ganzer Rumpf
9	ase 4 (Abb. 5)	– –	+	+++	– – –	o	1,0	Gl. 31	ganzer Rumpf
10	ase 5 hinten (Abb. 8)	o	+	+	–	–			
11	ase 3 hinten (Abb. 7)	++	+	+	–	–	1,3 1,3	Gl. 33 Gl. 39	Hinterrumpf

+++ viel breiter als normal; bzw. viele Pigmentzellen. – – – viel schmaler als normal.
++ etwas » » » » einige » – – etwas » » »
+ wenig » » » » wenig » – wenig » » »
o normal. ▬ Ausdehnung des Implantats.
I/N = Zahlenverhältnis der Pigmentzellen der Implantatseite zur Gegenseite.

Bei den einseitig implantierten Tieren ergibt sich folgendes:

1. Bedeckt das Implantat einen Teil des Dotterpigmentstreifens, so ist dieser dort breiter als normal. Dazu ist in diesem Bereich sein dorsaler Rand etwas unregelmässig (Tab. 2, Fälle Nr. 1—8, Schema Abb. 3 *a* u. *b*, Beispiel Abb. 4).

2. In allen Fällen, wo die Axolotl-Haut zum Teil auf der sonst pigmentlosen Myotomzone liegt, sind in diesem Bereiche unter dem Implantat einige Melanophoren zu sehen. Die Besiedelung ist jedoch

Abb. 4.

6.1. Gläsner 35. *Triton alpestris*, linke Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. Vergl. Erklärung zu Abb. 3 *b*. 9 ×.

Abb. 5.

ase 4. Gläsner 31. *Triton alpestris*, rechte Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. Vergl. Erklärung zu Abb. 3 *c*. K = knotige Stelle am Rand des Implantats. 16 ×.

'nie so stark, dass dadurch die Streifenzeichnung aufgehoben würde (Tab. 2, Fälle Nr. 1—10, Schema Abb. 3 *a* u. *b*, Abb. 4).

3. Reicht das Implantat bis zum Flossensaum, so ist zuweilen auch der Dorsalstreifen wenig breiter (Tab. 2, Fälle 5, 6, 8, 9, 10; Schema Abb. 3 *b*; Abb. 5).

4. Aus 1—3 ergibt sich, dass die Implantatseite mehr Pigmentzellen aufweist als die Gegenseite. Durch Auszählen der Melanophoren auf Photographien

konnte dieses Resultat genauer erfasst werden. Wie Tabelle 2 zeigt, ist das Verhältnis der Pigmentzellen der Implantatseite zu denjenigen der Gegenseite mit Ausnahme des Falles 9 immer grösser als 1. $I/N > 1$.

Abb. 6.

ase 6. Gläsner 29. *Triton alpestris*, linke Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. Der Dotterstreifen der Gegenseite enthält zu wenig, der Dorsalstreifen zu viele Pigmentzellen. 16 ×.

5. In allen Fällen ist ausserhalb des Implantats in der zugehörigen Querzone ein mehr oder weniger deutlicher Pigmentausfall festzustellen. Er betrifft bei tiefgelegenen Implantaten die beiden Dorsalstreifen (Schema Abb. 3 *a*), während bei hochgelegenen Implantaten der Dorsalstreifen der Gegenseite (Schema Abb. 3*b*, Abb. 4), in zwei Fällen aber besonders der Dotterstreifen der Gegenseite in der Implantatregion zu wenig Pigment aufweisen (Abb. 6).

6. In einem Falle (ase 4, Abb. 5, Schema Abb. 3 *c*), wo das Implantat nur den dorsalen Teil der Myotome bedeckt, ist ein deutlicher Pigmentausfall beim Dotterstreifen der gleichen Seite festzustellen.

7. Bei ase 3 (Abb. 7) liegt das Implantat hinten nur

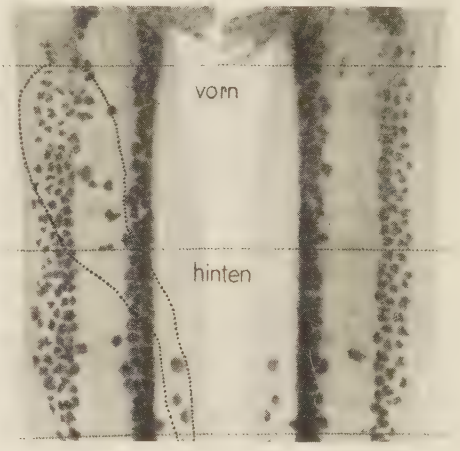

Abb. 7.

ase 3. Gläsner 39. *Triton alpestris*, linke Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. Für die vordere Rumpfhälfte vergl. Erklärung zu Abb. 3*a*; für die hintere Abb. 3*d*. 16 ×.

im Flossensaum (Schema Abb. 3 *d*). Dennoch zeigt der hintere Abschnitt auf der Implantatseite etwas vermehrte Pigmentierung, auf der Gegenseite aber eher einen geringen Pigmentausfall. I/N = 1,3.

Anhang: *Die Vermehrung der Pigmentzellen.*

In drei Fällen (2 B 1, ase 5, ase 3, Abb. 7) konnten die Melanophoren entsprechender Bereiche auf Photographien verschiedener Entwicklungsstadien ausgezählt werden. Die Stadien und die I/N sind in Tabelle 2 angegeben. Wie dort zu sehen ist, nimmt das I/N-Verhältnis mit zunehmendem Alter ab. Demnach scheint die Teilungsgeschwindigkeit unter dem Implantat etwas geringer zu sein, so dass langsam ein Ausgleich der beiden Seiten entsteht.

Da bei Teilung in regelmässigen Abständen die Zahl der Zellen eine Exponentialfunktion der Zeit darstellt ($Z = 2^T$), kann aus der Anzahl der Pigmentzellen an zwei verschiedenen Tagen die durchschnittliche

Tabelle 3.

Die Verdoppelungszeit der Pigmentzellen in *Triton* normal und unter implantierter Axolotl-Haut (fette Zahlen).

Fall	Datum	Stadium	Zahl der Pigmentzellen links	Zahl der Pigmentzellen rechts	Zählbereich
2 B 1	16.IV	Gl. 35	42	60	Dotterstreifen +
Implantat rechts	24.IV	Gl. 41/42	58	72	Muskulatur in 9 Segmenten
Verdoppelungszeit in Tagen:			17,2	**30,5**	
ase 3	10.VI	Gl. 32/33	164	124	Rumpf total
Implantat links	17.VI	Gl. 39	200	162	
Verdoppelungszeit in Tagen:			**24,5**	18,1	
ase 5	10.VI	Gl. 32	62	80	Dotterstreifen +
Implantat rechts	17.VI	Gl. 39	85	105	Muskulatur für ca. ¾ Rumpflänge
Verdoppelungszeit in Tagen:			15,4	**17,8**	

Verdoppelungszeit während dieser Entwicklungsperiode berechnet werden nach der Formel:

$$\text{Verdoppelungszeit } T = \frac{\log 2}{\log \frac{z_2}{z_1}} (t_2 - t_1)$$

wobei

z_1 = Zahl der Pigmentzellen am Tage t_1

und

z_2 = Zahl der Pigmentzellen am Tage t_2

bedeutet.

Es ist dabei nötig, dass möglichst genau entsprechende Areale ausgezählt werden. Zur Orientierung dienen Pigmentzellen, die sich etwas

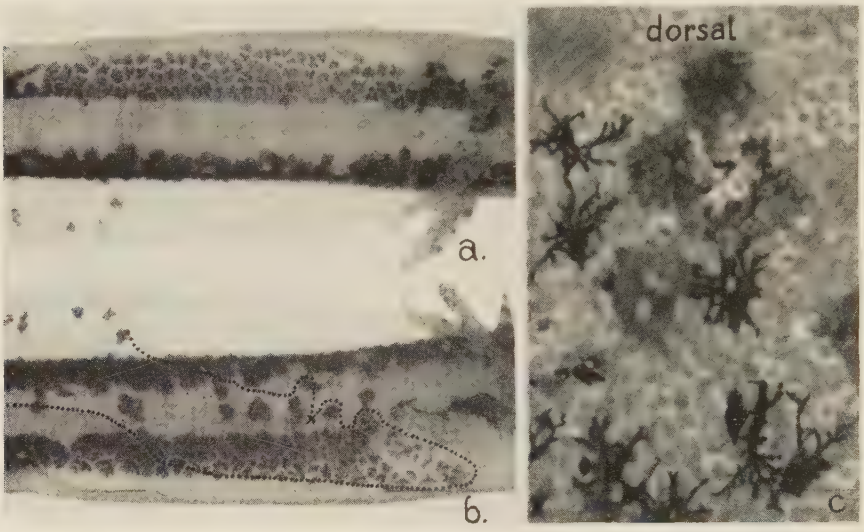

Abb. 8.

ase 5 *a* und *b*. Gläsner 39. *Triton alpestris*, rechte Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. — *c*. Gläsner 43. Neun Tage älter. Hautpräparat. Die Melanophoren des Dotterstreifens wandern in astiger Form dorsalwärts. Die Gruppe flächiger Melanophoren (Abb. *b* bei ×) liegt noch am gleichen Ort wie neun Tage vorher. *a* und *b*, 16 ×; *c*, 130 ×.

in den Flossensaum erheben, wo sie von beiden Seiten zu sehen sind. Der Zählbereich wurde nach vorne und hinten durch Gerade abgegrenzt, die rechtwinklig zur Basis des Flossensaums stehen. In Tabelle 3 sind die absoluten Zahlen für die drei Fälle zusammengestellt und aus ihnen die Verdoppelungszeiten für die Normalseite und die Implantatseite berechnet.

Ergebnis: In den drei angeführten Fällen beträgt die Zeit, in welcher sich die Zellen verdoppeln, bei den dermalen Melanophoren von *Triton* in ihrer normalen Umgebung 15 bis 18 Tage. Die Verdoppelungszeit bezieht sich auf die Entwicklungsphase von Gläsner 32 –42. Unter der Axolotl-Haut ist die Verdoppelungszeit ziemlich schwankend, jedoch stets länger als auf der entsprechenden Normalseite (bis doppelt so lang).

Bei ase 5 konnten für einige gut sichtbare Melanophoren auf der Muskulatur (unter Axolotl-Epidermis) vier Altersstadien zur Zählung verwendet werden, indem zu drei Photographien vom 10., 13. und 17. Juni als letztes Stadium noch ein Hautpräparat vom 26. Juni hinzukam, in dem die betreffenden Zellgruppen noch deutlich zu sehen sind (Abb. 8). Durch diese vier Angaben, die in Tabelle 4 zusammengestellt sind, lässt sich die Frage der Konstanz der Teilungsgeschwindigkeit in dem betreffenden Entwicklungsabschnitt (Gläsner 32—42) überprüfen.

Tabelle 4.

Datum	Stadium	Zahl der Pigmentzellen	Bemerkungen
10.VI	Gl. 32	8–10 ?	rechts auf Muskulatur unter Axolotl-Epidermis
13.VI	Gl. 35	10	
17.VI	Gl. 39	12	
26.VI	Gl. 42	18	

Verdoppelungszeit für die Werte vom 13.VI und 26.VI: 15,3 Tage.

Legt man die Zahlen der Pigmentzellen vom 13. Juni mit 10 Pigmentzellen und vom 26. Juni mit 18 Pigmentzellen der Vermehrungskurve (Abb. 9) zugrunde, so ergibt sich eine Verdoppelungszeit von 15,3 Tagen. Daraus lässt sich für den 10. Juni eine Melanophorenzahl von 8,7 und für den 17. Juni eine Zellenzahl von 12,0 berechnen. Man erhält die Werte aus der Formel:

$$\log z_1 = \log z_2 - \log 2 \cdot \frac{t_2 - t_1}{T}$$

Die einzelnen Buchstaben haben die gleiche Bedeutung wie S. 506. Die gezählten Werte stimmen damit überein, d. h. alle Werte liegen auf der gleichen Exponentialkurve. Darnach ist die Teilungsgeschwindigkeit der Melanophoren auf der Muskulatur in dem gegebenen Zeitabschnitt von 16 Tagen konstant geblieben. Da jedoch die Zahl der betrachteten Pigmentzellen gering und die Zeitspanne kurz ist, darf dieser guten

Übereinstimmung der berechneten und gezählten Werte kein grosses Gewicht beigelegt werden.

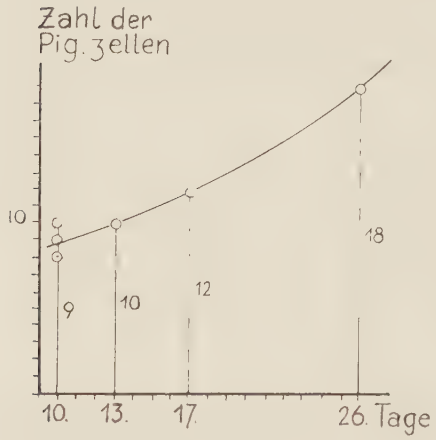

Abb. 9.
Vermehrungskurve der Pigmentzellen. ase 5. Vergl. Tab. 4.

Mit doppelseitigen Hautimplantaten sind nur zwei normal entwickelte Fälle vorhanden, bei welchen die bisher erhaltenen Ergebnisse nur zum Teil zutreffen. Bei der Diskussion wird auf diese Übereinstimmungen und Gegensätze näher eingegangen.

Abänderung des Musters bei älteren Larven und nach der Metamorphose.

Zwei Fälle: ase 5 (bis Gläsner 43), 6.2 (bis über die Metamorphose). Schon von Stadium Gläsner 41 an geht das Streifenmuster in eine mehr

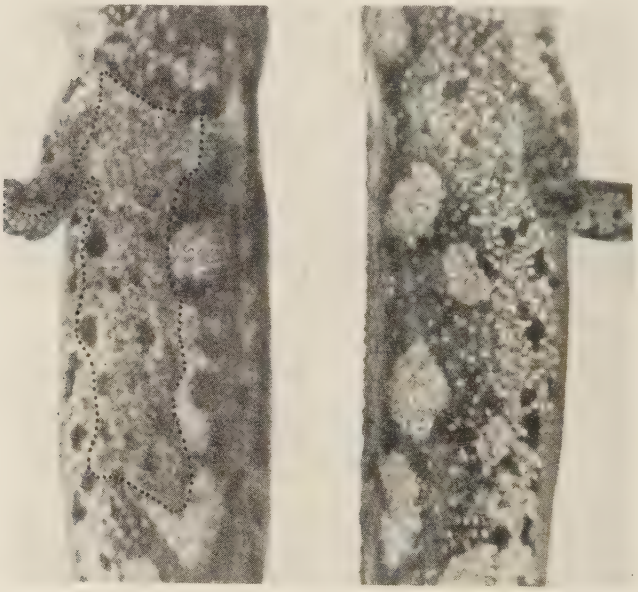

Abb. 10.
6.2. Metamorphosierter *Triton alpestris*, linke Seite mit Implantat von Axolotl-Epidermis. Die Guanophoren (weisse Punkte) sind unter der Axolotl-Epidermis fein verteilt. 6 ×.

diffuse Pigmentierung über (s. Abschnitt IV, 4). Der Einfluss der Axolotl-Epidermis wird damit weniger sichtbar. Bei genauerem Beobachten können zuerst noch die Pigmentzellen, welche auf der Muskulatur unter der Axolotl- Haut lagen, von den umliegenden unterschieden werden, weil sie wie vorher flächig aussehen, während die andern vorwiegend dem Asttyp angehören (ase 5, Hautpräparat, Abb. 8, vergl. Abschnitt IV, 4). Eine weitere Analyse aber ist nicht mehr möglich.

In der alten, vierbeinigen Larve bilden die epidermalen Melanophoren in der Molch-Haut ein kontinuierliches Netz, wogegen in der implantierten Axolotl-Haut nur wenige epidermale Melanophoren auftreten. Diese wird offenbar, soweit die zwei Fälle einen Schluss zulassen, von diesen artfremden und spät auftretenden Melanophoren nicht besiedelt. In bezug auf die dermalen Melanophoren sind keine Unterschiede mehr feststellbar.

Kurz vor und nach der Metamorphose (Fall 6.2) ist ein neuer Einfluss der Axolotl-Haut auf die Musterbildung der Pigmentzellen feststellbar. Die Guanophoren, die sich im Molch an den Körperseiten zu einzelnen grossen Flecken zusammenschliessen, sind unter dem Implantat gleichmässig fein verteilt. Die mehr ventral liegenden schwarzen Melanophorenflecken sind jedoch auch unter dem Implantat ausgebildet (Abb. 10). Eine genauere Untersuchung am fixierten Tier war nicht möglich, da die Guanophoren nicht erhalten sind.

c) Diskussion.

Allgemeines.

Twitty (1936) und De Lanney (1941) haben viele heteroplastische und xenoplastische Transplantationen von Epidermis ausgeführt, einerseits zwischen verschieden stark pigmentierten *Triturus*-Arten und andererseits zwischen *Triturus*- und *Amblystoma*-Arten. In den meisten Fällen hat die fremde Haut eine Änderung der Pigmentzellenzahl zur Folge und zwar im Sinne der Herkunft der Epidermis. So wird z. B. der kaum vorhandene Dotterstreifen von *Triturus torosus* sehr breit und reicht weit über den Dotter hinunter, wenn Epidermis von *Amblystoma tigrinum* darauf liegt. Die genannten Autoren nehmen zur Erklärung im Anschluss an Du Shane an, dass die verschiedenen Epidermen in verschiedenem Mass an der Bildung der Pigmentsubstanz teilnehmen. Sie gehen dabei von den Erfahrungen Du Shane's über Pigmentbildung aus und setzen ausserdem voraus, dass überall dort, wo unter Einfluss einer fremden Epidermis Pigment gebildet wird, „latente" Pigmentzellen des Wirtes vorhanden waren. Sie stellen sich dabei vor, dass es zwei Arten von Pigmentzellen gibt,

„unabhängige", die sich normalerweise auspigmentieren, und „abhängige", die nur unter der Wirkung einer relativ „stärkeren" Epidermis ausgefärbt werden.

Auch in den vorliegenden Fällen ist bei *Triton* teilweise eine beträchtlich grössere Pigmentzellenzahl als normal unter der implantierten Axolotl-Haut zu sehen. Das Muster wird in geringem Masse ebenfalls abgeändert. Die genannten Hypothesen genügen aber nicht, um alle Wirkungen des Implantats auf die Pigmentierung zu erklären.

Das Auftreten einer vermehrten Zahl von Pigmentzellen unter dem Implantat, verbunden mit einer Verminderung derselben ausserhalb des Implantats, zeigt, dass es sich in erster Linie nicht um eine vermehrte Auspigmentierung latent vorhandener Zellen handelt, sondern um eine verschiedene Verteilung derselben. Mit andern Worten: Es kommt zu einer ungleichen Besiedlung; unter dem Einfluss der Axolotl-Haut schwärmen die präsumptiven Pigmentzellen aus der Neuralleiste in ungleicher Weise aus. Damit stellt sich das Problem der gerichteten Zellwanderung, die zu einem bestimmten Zellverband, einem bestimmten Zellmuster führt.

Als Ursache solcher Vorgänge sind bisher Chemotaxis, mechanische Feinstruktur und Affinität nachgewiesen.

Chemotaktisch reagieren Spermien und amöboide Blutzellen, d. h. sie bewegen sich in der Richtung des grössten Konzentrationsgefälles eines diffundierenden chemischen Stoffes.

Für das gerichtete Wachstum von Nerven „in vitro" konnte Weiss (1934) eine von vielen Forschern angenommene chemotropische Wirkung nicht bestätigen. Er fand vielmehr, dass die Nerven einer gerichteten Feinstruktur des Mediums folgen. Diese Struktur kann aber von einem entfernten Gewebekomplex aus infolge einer dehydrierenden Wirkung und dadurch einer Schrumpfung des Mediums zustande kommen.

Für die Vorgänge der embryonalen Formbildung endlich hat Holtfreter (1939) den Begriff der Gewebeaffinität eingeführt. Wir können ihn nach der Verwendungsweise des Autors wie folgt definieren:

Zellen zeigen eine grosse positive Affinität zueinander, wenn sie das Bestreben haben, sich mit einem möglichst grossen

Teil ihrer Oberfläche aneinander zu legen. Sie zeigen dagegen negative Affinität, wenn sie sich im Zwangsverband mit möglichst kleiner Oberfläche berühren oder sich, wenn sich Gelegenheit bietet, voneinander isolieren. Der indifferente Punkt ist erreicht, wenn sich die gegenseitige Berührungsfläche nur nach den jeweiligen mechanischen Bedingungen richtet.

Durch das Bestreben der Zellen, sich mehr oder weniger zu berühren, entstehen gerichtete Bewegungen einzelner Zellen oder ganzer Zellverbände. Bei der Affinität handelt es sich also um eine Kontakterscheinung, die im Gegensatz zu Chemotaxis nicht über berührungslose Zwischenräume hinweg wirksam ist. Nach Holtfreter können die Gestaltungsbewegungen der Gastrulation und Neurulation, sowie die Sonderung der Organanlagen durch Affinitätsänderungen der Zellen innerhalb eines Gewebes oder von Gewebe zu Gewebe erklärt werden. Dabei handelt es sich um Zellverbände, die sich teigartig verformen und gegeneinander verschieben. Das gleiche Phänomen der Zellaffinität kann jedoch auch auf die Wanderungen der präsumptiven oder schon ausgefärbten Pigmentzellen, d. h. auf die Bildung des Zeichnungsmusters angewendet werden. Es besteht nur der graduelle Unterschied, dass die Pigmentzellen in höherem Grade Einzelzellen bleiben und nur lockere Verbände bilden.

Von den drei Faktoren: Chemotaxis, mechanische Feinstruktur und Affinität kommen als Bewegungsantrieb neben einer autonomen Bewegungsursache, wie sie z. B. bei den Suchbewegungen einer Amöbe oder den richtungslosen Bewegungen der isolierten „ruhelosen Zelle" (vergl. Holtfreter 1939, S. 173) zutage tritt, in erster Linie chemische Fernwirkung und Affinität in Betracht.

Eine mechanische Feinstruktur kann jedoch für eine bestimmte Richtung der Bewegung oder für die Gestalt der sich bewegenden Zelle und die Form und Anordnung ihrer Plasmafortsätze von Bedeutung sein. So hat Bytinski-Salz (1938) die Netzstruktur der adepidermalen Melanophoren der Unke auf die Fibrillärstruktur der Grenzlamelle, welcher diese Zellen dicht anliegen, zurückführen können. Ein weiteres Beispiel liefern die schon erwähnten Versuche von Weiss, wobei die auswachsenden Nerven „in vitro" einer gerichteten Feinstruktur des Mediums folgen. Baitsell (1921) zeigte, dass bei Amphibien vor dem Auftreten von Wanderzellen eine Bindegewebe-Grundsubstanz gebildet wird.

Diese ist besonders in der Gegend der Chorda, des Neuralrohrs und unter der Epidermis anzutreffen. Wie bei Gewebekulturen, scheint auch bei der Embryonalentwicklung ein tragendes Gerüstwerk Vorbedingung für das Auswandern von Zellen zu sein.

Bei Chemotaxis müssten von den verschiedenen Geweben Stoffe diffundieren, welche die Pigmentzellen stärker oder schwächer anlocken oder abstossen. Solche Stoffe wirken also einmal als Bewegungsursache, bestimmen dann aber auch die allgemeine Bewegungsrichtung.

Affinität als Kontaktwirkung vermag ebenfalls eine Bewegung freier Zellen zu veranlassen, wenn gegenüber den Pigmentzellen in den umliegenden Geweben ein Affinitätsgefälle herrscht, welches ebenfalls stark oder schwach wirken und nach der einen oder andern Richtung verlaufen kann. Ein solches Affinitätsgefälle kann seinerseits durch ein chemisches Gefälle hervorgerufen werden. In Bezug auf Zellbewegung besteht somit der Unterschied zwischen Affinität und Chemotaxis nur darin, dass bei der Chemotaxis die Art der Zone zwischen Reizquelle und Wanderzelle gleichgültig ist, wenn sie nur den Stoff diffundieren lässt und eine Wanderung ermöglicht. Bei Affinität ist aber der Kontakt mit Zellen auf der ganzen Wegstrecke unerlässlich, und es muss von Zelle zu Zelle eine gleichsinnige Änderung der Affinität vorhanden sein. Die Wanderzelle gleitet in diesem Falle gleichsam an Hand der Gefälleunterschiede von Zelle zu Zelle weiter.

Für die Verteilung der Pigmentzellen spielen aber wahrscheinlich neben den Anlockungserscheinungen noch der Wanderungsdruck und die Arealsättigung eine Rolle. Wie in Abschnitt IV näher ausgeführt ist, entsteht durch Affinitätsänderungen, unterstützt durch eine bestimmte Vermehrungsrate, ein Wanderungsdruck, demzufolge die Pigmentzellen in Richtung des kleinsten Widerstandes abfliessen. Dieser Widerstand scheint mindestens zum Teil von der schon gegebenen Besiedlungsdichte des Einwanderungsgebietes abzuhängen, so dass nach genügender Arealsättigung die Einwanderung aufhört. Diese kann jedoch auch, ohne dass das Areal gesättigt wäre, ausbleiben, wenn der Zellvorrat erschöpft ist. Erst durch die Annahme einer begrenzten Zahl von Propigmentzellen kann ein Pigmentausfall auf der nichtoperierten Seite der Larven erklärt werden, wenn zur Zeit des Ausschwärmens der Pigmentzellenstrom teilweise abnormal geleitet worden ist.

Besprechung der Einzelfälle.

Im Folgenden sollen die Ergebnisse der Tabelle 2 unter der Annahme erörtert werden, dass die *Triton*-Pigmentzellen eine etwas grössere Affinität zu Axolotl-Epidermis aufweisen, oder von dieser Epidermis eine etwas stärkere chemotaktische Anziehung erfahren als von der *Triton*-Epidermis. Es sei darauf hingewiesen, dass die Erklärung durch Affinität oder durch Chemotaxis in gleicher Weise möglich ist, und dass beide Faktoren auch nebeneinander bestehen können. Dass jedoch Affinitäten wirklich bestehen, kann man direkt sehen. Eine Pigmentzelle z. B., die ihr Plasma in dünner Schicht über 10 bis 20 Epidermiszellen ausbreitet, hat nach Definition eine positive Affinität zu diesen. Die gleiche Zelle kann ihre Kontaktfläche gegenüber der Epidermis auf einen kleinen Bruchteil vermindern. In diesem Fall ist negative Affinität vorhanden (vergl. Abb. 38).

A. Fälle 1—4 (Schema Abb. 3 *a*). — Die Axolotl-Epidermis reicht nicht bis dorsal, sondern nur mehr oder weniger bis zur Myotommitte. Dennoch ist in allen Fällen unter dem Implantat vermehrte Pigmentierung festzustellen. Ein Pigmentausfall macht sich bei den Dorsalstreifen bemerkbar.

Bei diesen Fällen wird man zunächst an eine Anlockung, eine Fernwirkung denken. Ob dabei die Axolotl-Haut direkt oder auf dem Umwege der Bildung eines Affinitätsgefälles wirkt, kann bei all diesen Versuchen nicht entschieden werden. Zur Aufklärung könnten vielleicht Gewebekulturen etwas beitragen. Die gleichen Fälle können aber auch durch direkte Kontaktwirkung erklärt werden, indem die zunächst gleichmässig nach beiden Seiten wandernden Pigmentzellen sich beschleunigt unter das Implantat bewegen, wenn sie an dessen Rand gelangt sind, und so durch Freigeben des Platzes (geringe Arealsättigung) eine vermehrte Wanderung nach dieser Seite begünstigen (vergl. Abschnitt IV). Bei einer begrenzten Zahl von Propigmentzellen wird dadurch die Gegenseite dorsal zu schwach besiedelt.

Bemerkenswert ist die grosse Variabilität. Keiner der vier Fälle ist genau gleich wie ein anderer. Sowohl die Vermehrung im Dotterstreifen oder auf der Muskulatur, wie auch die Verminderung in den Dorsalstreifen auf der Implantats- und Gegenseite sind von Fall zu Fall verschieden. Das kann von kleinen Differenzen der Lage des

Implantats herkommen, deutet aber auch darauf hin, dass die Unterschiede der Affinität zu *Triton*-Epidermis und Axolotl-Epidermis bei den *Triton*-Pigmentzellen nur gering, oder dass die Differenzen der chemotaktischen Wirkung der beiden Häute nicht bedeutend sind und schon nahe an die normale Variationsbreite heranreichen.

B. Fälle 1—8 (Schema Abb. 3 *a* u. *b*). — Das Auftreten von Melanophoren auf der Seitenmuskulatur, die normalerweise pigmentfrei bleibt, und der unscharfe Rand des Dotterpigmentstreifens unter der Axolotl-Epidermis lässt sich durch die Annahme erklären, dass in dem Implantatgebiet die Gesamtaffinität vergrössert, der Unterschied von Muskel- und Dottergebiet jedoch relativ kleiner geworden ist. Wird die Stärke der Affinität versuchsweise in Zahlen bezeichnet, so lässt sich folgende Berechnung aufstellen, wobei berücksichtigt werden muss, dass die dermalen Melanophoren immer zwischen zwei verschiedenen Geweben liegen, entweder zwischen Epidermis und Muskulatur oder zwischen Epidermis und dem auf dem Dotter ausgebreiteten, dünnen Häutchen des Seitenmesoderms und später zwischen Epidermis und Kutis.

Wir setzen die Affinitätswerte der *Triton*-Pigmentzellen zu den verschiedenen Geweben willkürlich wie folgt an: Affinität zu *Triton*-Muskulatur = 0, zu *Triton*-Epidermis = 1, zu *Triton*-Dotterbereich [1] = 1, zu Axolotl-Epidermis = 2.

Dann ergeben sich für die verschiedenen Rumpfbereiche der Chimären, immer in Bezug auf die *Triton*-Pigmentzellen, die folgenden Regionalaffinitäten:

N o r m a l s e i t e :

1) in Myotombereich = 1 (*Triton*-Epidermis 1 + *Triton*-Muskulatur 0),
2) in Dotterbereich = 2 (*Triton*-Epidermis 1 + *Triton*-Dotter 1).

Das Stärkeverhältnis der beiden Regionalaffinitäten der Normalseite ist 1 : 2.

T r a n s p l a n t a t s e i t e :

3) in Myotombereich = 2 (Axolotl-Epidermis 2 + *Triton*-Muskulatur 0),

[1] Siehe Fussnote S. 493.

4) in Dotterbereich = 3 (Axolotl-Epidermis 2 + *Triton*-Dotter 1).

Das Stärkeverhältnis der beiden regionalen Affinitäten ist 2 : 3.

Der relative Affinitätsunterschied zwischen Muskelbereich und Dotterbereich ist also auf der Transplantatseite geringer. Damit wäre die Besiedelung der Muskelzone auf der Transplantatseite erklärt. Die Erklärung gilt auch, wenn statt Affinität chemische Anlockung in entsprechenden Stärken angenommen wird.

C. Fälle 5—8 (Schema Abb. 3 *b*). — Das Implantat ist gross und reicht stark nach dorsal. Es ist stärker pigmentiert als die Gegenseite. In zwei Fällen ist der Dorsalstreifen und in den zwei andern der Dotterstreifen der Gegenseite etwas zu schmal. Dieser Unterschied könnte folgendermassen erklärt werden: Wenn der Pigmentzellenstrom zuerst nach beiden Seiten gleich ist und erst in einer späteren Phase mehr nach der Implantatseite geleitet wird, erhält der Dotterstreifen der Gegenseite genügend Pigmentzellen, da es wahrscheinlich ist, dass die ersten Pigmentzellen den Dotterstreifen besiedeln. Der Dorsalstreifen jedoch wird zu wenig Pigmentzellen erhalten. Ist dagegen von Anfang an der Zustrom zur Implantatseite grösser, so wird der Dotterstreifen der Gegenseite zu schmal ausfallen. Nach erfolgter Arealsättigung der Implantatseite kann der Rest der Pigmentzellen aber auf der Gegenseite noch einen normalen Dorsalstreifen bilden. Bei ase 6 (Abb. 6) enthält er sogar mehr Pigmentzellen als normal, der Dotterstreifen jedoch viel zu wenig. Dieser Fall könnte so erklärt werden, dass das sehr grosse, bis median reichende Implantat vorerst alle ausschwärmenden Zellen aufgenommen hätte und erst kurz vor Schluss der Auswanderung mit Pigmentzellen angefüllt, gesättigt war, sodass der Rest nach der Gegenseite wandern musste und dort dorsal liegen blieb (vergl. Abschnitt IV).

D. — ase 4 (Abb. 5) (Schema Abb. 3 *c*) zeigt deutlich, dass die auswandernden Pigmentzellen durch Axolotl-Haut festgehalten werden. In diesem Falle, wo nur ein schmales, dorsales Implantat vorhanden ist, konnten auf dieser Seite nur wenige Pigmentzellen unter dem Implantat hindurch den Dotter erreichen.

E. — Bei ase 3 (Abb. 7, Schema Abb. 3 *d*) ist im Hinterrumpf die merkwürdige Erscheinung zu sehen, dass, obgleich das Implan-

tat nur im Flossensaum liegt, die Implantatseite vermehrt, die Gegenseite etwas vermindert pigmentiert ist. Hier muss man daran denken, dass das Implantat beim Ausschwärmen der Pigmentzellen den Rückenbereich noch flach bedeckte, viele Pigmentzellen ansammelte, aber bald wieder frei gab, weil es in den Flossensaum abgehoben wurde, worauf die überschüssigen Pigmentzellen nach ventral abwanderten.

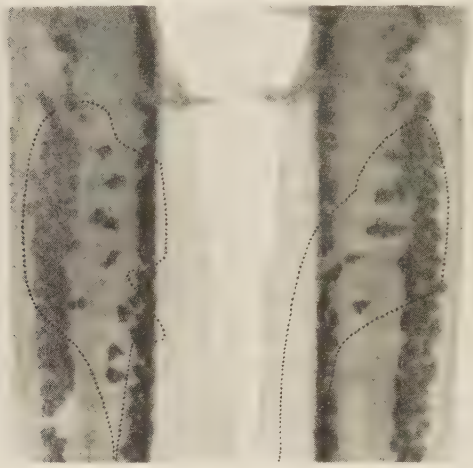

Abb. 11.
ase 7. Gläsner 39. *Triton alpestris*, beidseitig mit Implantat von Axolotl-Epidermis. 16 ×.

F. — Die doppelseitig transplantierten Keime bestätigen die obigen Ergebnisse.

a) Bei ase 7 (Abb. 11) liegen die Implantate ziemlich entsprechend und ihr Grössenunterschied ist gering. Die Pigmentzellenbesiedelung zeigt folgendes:

1) Der Dotterpigmentstreifen unter der Axolotl-Haut ist auch hier etwas breiter als normal.

2) Unter dem Implantat liegen Pigmentzellen auch auf der Muskulatur.

3) Das Stück Dorsalstreifen, das vom Implantat bedeckt wird, ist jedoch nicht breiter, sondern schmaler. Es könnte eine grössere Beweglichkeit der Pigmentzellen unter dem Implantat möglich sein, so dass mehr Zellen vom Dorsalstreifen nach ventral ziehen konnten. Durch die Annahme einer allgemeinen Erhöhung der Affinität oder chemotaktischen Wirkung (entsprechend Abschnitt B bei den einseitigen Implantaten S. 514), kann diese Erscheinung nicht ohne weiteres erklärt werden. Jedoch ist es gut möglich, dass in den beiden Implantatgebieten das Ausschwärmen etwas be-

schleunigt wird, sodass vor dem allgemeinen Bewegungsstillstand der Pigmentzellen (vergl. Abschnitt IV) schon mehr Zellen den noch naheliegenden Dotter erreicht haben als normalerweise. Dazu ist zu berücksichtigen, dass der Vorrat an Propigmentzellen begrenzt ist. Dann wird das vermehrte Ventralwandern einer grössern Anzahl dieser Zellen einen Ausfall im dorsalen Bereich nach sich ziehen.

4) Die Zahl der Melanophoren ist beidseitig etwa gleich, was wohl mit den ungefähr gleich grossen und gleich liegenden Implantaten in Zusammenhang steht.

5) Ausserhalb des Implantates, aber noch innerhalb der Implantatzone, zeigen die beiden Dorsalstreifen vorne und der linke Dotterstreifen hinten einen Pigmentausfall wie bei den schon besprochenen Fällen (Tabelle 2, Fall 1—4, Abb. 3 *a*).

Abb. 12.

ase 8. Gläsner 39. *Triton alpestris*, beidseitig mit Implantat von Axolotl-Epidermis. 16 ×.

b) Bei a s e 8 (Abb. 12) sind die beiden Implantate in Lage und Grösse stark verschieden, rechts klein und tief, links ziemlich lang und hoch. Die Pigmentzellenbesiedlung zeigt folgendes:

1) Obschon das kleinere, tiefliegende Implantat rechts den Dotterstreifen bedeckt, ist dieser dort nicht breiter, sondern schmaler, jedoch unregelmässig. Dies zeigt deutlich, dass es sich nicht um vermehrte Auspigmentierung vorhandener Zellen handeln kann. Das linksseitige Implantat leitete auch in diesem Falle den Strom der Pigmentzellen mehr auf seine Seite, da es viel dorsaler liegt als dasjenige rechts.

2) Im Hinterrumpf entspricht das Ergebnis demjenigen von ase 3 (Abb. 7), wo das Implantat in den Flossensaum abgehoben wurde.

G. — Bei einigen Fällen (besonders 6.1, Abb. 4) scheint die Pigmentzunahme unter der Axolotl-Epidermis doch nicht nur auf Kosten der Gegenseite stattgefunden zu haben. Diese Variante ist schwer zu beurteilen, da die Gesamtzahl der Pigmentzellen bei verschiedenen Larven ziemlich schwankt. Eine wirkliche Erhöhung der Zahl der sichtbaren Pigmentzellen durch Affinität oder Chemotaxis wäre aber in der Weise denkbar, dass bei ganz dorsal gelegenem Implantat die Zahl der nach aussen wandernden Neuralleistenzellen auf Kosten der im Innern zum Neuralrohr und der Chorda ziehenden vergrössert wurde.

Für die Hypothese von TWITTY und DE LANNEY, welche die Auspigmentierung zusätzlicher „latenter" Melanophoren unter dem Einfluss einer „stärkeren" Haut annehmen, sind in den vorliegenden Fällen keine Anhaltspunkte zu finden. Auch in den Hautpräparaten sind keine entsprechenden Zellen festzustellen, die zwar noch kein Pigment, aber Form und Lage der Pigmentzellen aufweisen müssten.

Die Möglichkeit einer stärkeren Vermehrung der Pigmentzellen unter der Axolotl-Haut durch Teilungen konnte durch die drei Fälle 2 B 1, ase 3, ase 5 widerlegt werden. Sie zeigten, dass im Gegenteil die Vermehrung unter dem Implantat geringer ist als unter der Wirtsepidermis. Ob dies eine direkte Wirkung der Axolotl-Epidermis ist, oder ob die grössere Pigmentzellendichte bei der Teilung hemmend wirkt, ist ungewiss. Für eine direkte Wirkung spricht der hintere Bereich des Falles ase 3 (Tab. 2), wo das I/N-Verhältnis von Gläsner 33 bis Gläsner 39 gleich geblieben ist, obschon es 1,3 beträgt, d. h. obschon auf einer Seite 30% mehr Pigmentzellen liegen als auf der andern. Das Implantat liegt im Flossensaum, kann also keine direkte Wirkung auf die Teilungsgeschwindigkeit ausüben.

Für die Abhängigkeit der Teilungsrate von der Pigmentzellendichte spricht der Fall ase 5 (Tab. 3 und 4), wo sich im Implantatbereich die zerstreuten Melanophoren auf der Muskulatur rascher vermehrten als die dichter liegenden des Dotterstreifens. Die Teilungsgeschwindigkeit dieser zerstreuten Zellen ist gerade gleich wie diejenige der dichter liegenden auf dem Dotter der Normalseite. In beiden Fällen könnten zwei sich kompensierende Faktoren vorhanden sein, deren Gegenwirkung zu einem ähnlichen Ergebnis führte. Auf der Normalseite wäre die Vermehrung der Pigment-

zellen durch die arteigene Epidermis relativ gefördert, durch die dichte Lagerung im Dotterstreifen aber gehemmt worden. Auf der Implantatseite dagegen würde es sich um einen Ausgleich der positiv wirkenden zerstreuten Lagerung (auf der Muskulatur) durch die hemmende, artfremde Epidermis handeln. Das vorliegende Zahlenmaterial genügt jedoch nicht, diese Frage zu entscheiden.

2. Triton mit Myotomimplantat des schwarzen Axolotls.

a) Methode.

Operation.

Es wurde versucht, die präsumptive Muskulatur im Gastrulastadium zu ersetzen, solange ihr hinterer Bereich noch aussen liegt (Abb. 13 *a*). Doch konnte kein solcher Keim bis zur Ausbildung des Pigmentmusters gezogen werden.

Bei einer zweiten Operationsart sind jedoch einige Aufzuchten geglückt. Im Stadium Gläsner 16 wurde bei *Triton alpestris* in die schmale Neuralplatte des Rumpfes ein Fenster geschnitten und herausgeklappt (Abb. 13 *b*), dann das darunterliegende Muskelmaterial ersetzt durch entsprechendes vitalgefärbtes Material des schwarzen Axolotls. Das Ursegmentmaterial ist in diesem Stadium als ziemlich dicke Schicht vom Seitenmesoderm abzugrenzen und kann meist leicht von dem dünnen Urdarmdach gelöst werden. Die Muskulatur reicht in diesem Stadium etwas über den äusseren Rand der Medullarwülste heraus (Yamada 1937). Wenn das Fenster von der Mitte der Neuralplatte aus nach aussen geöffnet wird, schliesst es sich mit fortschreitender Einrollung des Neuralrohrs meist leicht. Viel schlechter verläuft die Operation, wenn die Epidermis ausserhalb der Neuralwülste geöffnet und die Neuralplatte nach der Mitte hin aufgeklappt wird. Durch die Spannung der sich einbiegenden Neuralplatte und durch das Zurückziehen der ebenfalls gespannten Epidermis bleibt die Wunde lange offen, und das Implantat fällt leicht wieder heraus.

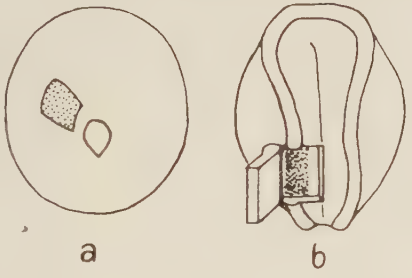

Abb. 13.

Transplantation von präsumptiver Muskulatur. *a*) im Gastrulastadium; *b*) durch ein Fenster der Neuralplatte (Myotommaterial punktiert).

Feststellung der implantierten Axolotl-Muskulatur.

Das gefärbte, durchscheinende Implantat war noch einige Tage sichtbar. Später zeichnete sich die Implantatstelle an der lebenden Larve nur durch eine mehr oder weniger ausgeprägte Verdickung der Muskulatur dieses Gebietes aus.

Alle fünf Fälle wurden frontal geschnitten. Die fremde Muskulatur ist in den Präparaten meist ohne Schwierigkiet an den fünf Merkmalen zu erkennen, die in Tabelle 5 samt zugehörigen Unterscheidungsstadien zusammengestellt sind.

Die Ausbildung des Muskelimplantates.

In vier von fünf Fällen hat sich die geöffnete Neuralplatte zu einem völlig normalen Neuralrohr geschlossen. Bei asm 5 jedoch ist am Vorderrand des Implantats ein seitlicher Auswuchs aus dem Neuralrohr entstanden. Er liegt unbedeckt von Muskulatur, wird jedoch durch Bindegewebe von der Haut etwas getrennt. Dieser seitliche Blindsack des Neuralrohrs biegt nach ventral und reicht bis über die Rumpfmitte herunter. An dieser Stelle ist das Tier stark eingekrümmt.

Tabelle 5.

Unterscheidungsmerkmale der Axolotl- und *Triton*-Muskulatur.

\+ bedeutet leicht, ± unsicher unterscheidbar.

	asm 4 Gl. 38	asm 5 39	asm 6 45	asm 3 46/47	asm 2 51/52
1. *Triton*-Muskulatur noch mit Dotter, Axolotl-Muskulatur fast ohne Dotter.	+	+	Keine Dotterkörner mehr		
2. *Triton*-Muskulatur mit vielen Vakuolen, meist in der Verlängerung der Kerne. Axolotl-Muskulatur fast ohne Vakuolen.	+	+	Keine Vakuolen mehr		
3. Axolotl-Muskulatur oft mit Pigmentklumpen; *Triton*-Pigment als feine Körner am Rande der Vakuolen.	+	±	+	+	+
4. Axolotl-Kerne zeigen manchmal zwei grosse Nukleolen, *Triton*-Kerne selten.	+	+	+	+	+
5. Die Axolotl-Muskulatur ist dicker als die *Triton*-Muskulatur und etwas lockerer gebaut. (In normalen Axolotln ist sie kompakt.)	±	+	+	±	+

Die Segmentierung ist in keinem Falle ganz regelmässig. Die etwas zu grossen Axolotl-Segmente werden aber durch zu kleine angrenzende *Triton*-Segmente kompensiert, so dass nirgends im Implantatbereich eine Verkrümmung festzustellen ist.

Als Beispiel sei asm 6 beschrieben (Abb. 14), wo die anormale Ausbildung der Axolotl-Muskulatur am stärksten ist. Der Keim wurde frontal geschnitten.

Das Implantat erstreckt sich linksseitig über den Raum von vier Segmenten (4. bis 7. Segment). Auf der Höhe des Rückenmarks (Abb. 15) sind das normal grosse 3. und das verkleinerte 4. Segment des Wirtes verschmolzen. Das 5. Segment ist Axolotl. Es nimmt den Raum von 1½ Segmenten ein und ist gegen median zweigeteilt. Das 6. ist nur lateral deutlich vom 5. getrennt. In Chordahöhe sind das 3. und 4. Segment getrennt. Das kleine 4. besteht nur aus Implantatmuskeln. Das 5. ist gross und aussen zweiteilig. Die Grenze vom

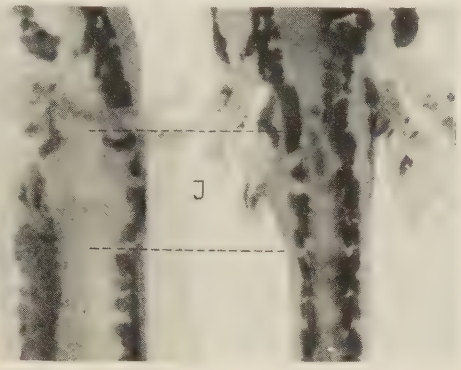

Abb. 14.

asm 6. Gläsner 40. *Triton alpestris*, linke Seite mit Axolotl-Myotomen (I) = verdickte Stelle. 16 ×.

Abb. 15.

asm 6. Gläsner 45. Frontalschnitt. *Triton alpestris* mit Implantat von Axolotl-Myotomen (rechts im Bild 4.—7. Segment). W.b. = Wirbelbogen, Sp.g. = Spinalganglion, N.r. = Neuralrohr, My = Myotom. 52 ×.

5. zum 6. ist nach innen normal. In Aortahöhe ist das 5. Segment gross, fast einheitlich, das 6. klein.

Die Muskelzellen selbst verlaufen im Implantatgebiet etwas ungeordnet, besonders in dem viel zu grossen, zweiteiligen 5. Segment. Es sind etwas mehr Muskelzellen ausgebildet als bei *Triton*. Zudem liegen sie etwas lockerer; sie sind von bindegewebigen Zwischenschichten durchsetzt, so dass dadurch eine grössere Mächtigkeit erreicht wird als auf der Normalseite.

Trotz all dieser Unregelmässigkeiten ist aber das Implantat als Ganzes sehr gut eingefügt, so dass es von aussen nur durch seine stärkere Dicke abzugrenzen ist.

Die andern Fälle zeigen ganz entsprechende Abweichungen, jedoch in viel geringerem Ausmass. Die Axolotl-Muskulatur ist also im *Triton*-Keim zu normaler oder nahezu normaler histologischer Ausbildung befähigt.

b) Die Wirkung der implantierten Axolotl-Muskulatur auf das Pigmentmuster von Triton.

Ein Fall (asm 4) scheidet bei der Beurteilung der Pigmentierung aus, da dieses Tier im ganzen Rumpf eine abnormale, diffuse Pigmentierung gebildet hat. Die Kutis ist stark abgehoben, vakuolig, und unter der Haut liegt viel Blutgerinsel. Bei diesem Fall ist keine besondere Wirkung des Implantats festzustellen. Die diffuse Anordnung der Pigmentzellen hängt zweifellos gerade mit der Abhebung der Epidermis und der ihr anliegenden Pigmentzellen zusammen (vergl. Baltzer 1942, Leuenberger 1942).

Junge Larven mit kompakten Streifen.

In drei Fällen ist in der Implantatregion die pigmentlose Zone breiter und zwar auf Kosten des etwas zu schmalen Dorsalstreifens. Dies ist deutlich bei asm 6 (Abb. 14) und asm 5, nur schwach bei asm 2, während bei asm 3 überhaupt keine Wirkung festzustellen ist. In letzterem Fall bildet das Implantat allerdings nur die obere Hälfte der Muskulatur und ist nur wenig verdickt.

Ältere Larven mit diffuser Pigmentierung.

Nur zwei Fälle erreichten dieses Stadium, die andern wurden vorher fixiert. In einem Fall (asm 3), wo das Implantat nur die obere Hälfte der Muskulatur bildet, ist bis Gläsner 46/47 keine besondere Wirkung auf die Pigmentierung festzustellen. In diesem Stadium wurde das Tier fixiert. Bei asm 2 (Abb. 16) jedoch fallen folgende Abweichungen auf:

1. Bei Beginn der diffusen Pigmentierung wandern im Implantatgebiet die Melanophoren des Dotterstreifens weniger weit dorsal als auf der Normalseite. Dadurch erhält sich über der Axolotl-Muskulatur eine lichtere Stelle, die von Gläsner 41 bis Gläsner 51/52 (35 Tage) immer zu sehen ist.

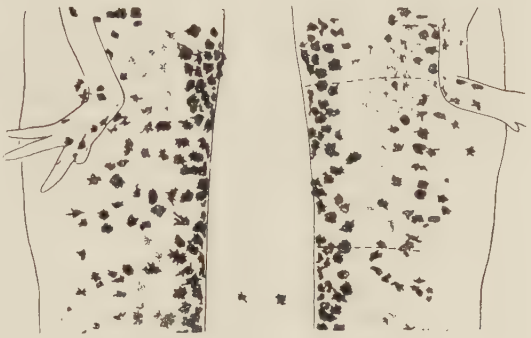

Abb. 16.

asm 2. Gläsner 43. *Triton alpestris*, rechte Seite mit Implantat von Axolotl-Myotomen. Helle Melanophoren (fein punktiert) = dermale Melanophoren II. 16 ×.

2. Die dermalen Melanophoren II (an ihrer helleren Farbe erkenntlich, vergl. IV.4) scheinen etwas verspätet aufzutreten, sind aber viel zahlreicher vorhanden als auf der Normalseite, so dass dadurch der Pigmentmangel ziemlich ausgeglichen wird.

3. Die Implantatregion wird in Stadium Glücksohn 57 in viel geringerem Masse von epidermalen Melanophoren besiedelt als der übrige Rumpf.

c) Andere Einflüsse der fremden Muskulatur.

Lehmann (1927) und Detwiler (1929) zeigten, dass die Segmentierung und Differenzierung der Spinalganglien durch die Anwesenheit von segmentiertem Mesoderm beeinflusst wird. In Übereinstimmung damit sind bei den vorliegenden Fällen die Ganglien entsprechend den Unregelmässigkeiten der implantierten Muskulatur verschieden entwickelt. Als Beispiel soll wieder asm 6 dienen, wofür oben schon die Ausbildung der Muskulatur beschrieben worden ist (Abb. 15).

Dem grossen 5. Segment entspricht ein abnormal grosses Ganglion, das etwas zu hoch liegt. Das kleine 4. Segment hat kein Ganglion, das 3., dem Wirt zugehörige, aber wieder ein zu grosses.

Der 3. und 4. Wirbelbogen, die also kein Ganglion einschliessen, sind zunächst getrennt, verschmelzen aber auf der Höhe der Rückenmarkmitte zu einer Platte.

Da die Wirbelbogen später entstehen als die Ganglien, ist es durchaus

möglich, dass ihre Anordnung sowohl durch diese, wie auch durch die Muskelsegmente direkt bestimmt wird [1].

d) Diskussion.

Das Pigmentmuster der jungen *Triton*-Larve unterscheidet sich von dem der Axolotl-Larve hauptsächlich darin, dass bei *Triton* der ganze seitliche Muskelbereich sehr lange frei von Melanophoren ist, während die Pigmentzellen des Axolotls von Anfang an ziemlich gleichmässig die Seiten besiedeln. Die naheliegende Vermutung, dass gerade die Muskulatur dabei die entscheidende Rolle spielt, hat aber durch die oben dargestellten Versuche keine Bestätigung erfahren. Die implantierte Axolotl-Muskulatur hat auf die *Triton*-Pigmentzellen keinen verteilenden Einfluss. Im Gegenteil ist, wohl entsprechend der stärkeren Ausbildung der fremden Muskulatur, in einigen Fällen eine Verbreiterung der pigmentlosen Zone festzustellen. Von einer abstossenden Wirkung, einer negativen Affinität, wird jedoch kaum die Rede sein können, da die Dotterstreifen in der Implantatzone völlig normal sind, die Wanderung der Pigmentzellen also ungehindert über die Axolotl-Muskeln gehen konnte.

Ob die in einem Falle (asm 2) später auftretenden geringen Wirkungen des Implantats, vor allem die starke Besiedelung mit Melanophoren II, auf einen echten Einfluss der Axolotl-Muskulatur zurückzuführen sind, kann noch nicht entschieden werden. Es könnte nämlich die an sich stärkere und zudem etwas unregelmässige Ausbildung der Implantatmuskulatur wirksam sein. Die grössere Zahl der dermalen Melanophoren II (vergl. IV. 4) im Implantatgebiet könnte auf eine etwas verstärkte Anlockung der sonst nach innen wandernden Neuralleistenzellen durch die Axolotl-Muskulatur zurückgeführt werden. Dies würde eine Parallele zu der Vergrösserung der Ganglien bilden. Das etwas verspätete Sichtbarwerden des II. Melanophorenschubes könnte vom längeren Weg

---

[1] Detwiler (1936) zeigt in einer Tabelle (S. 156), wie zusätzlichen Myotomen oft zusätzliche Ganglien entsprechen. In 17 von 25 Fällen sind aber weniger Ganglien gebildet worden als den Myotomen entsprechen würde. Die Zahl der zusätzlichen Wirbelbogen jedoch ist in allen Fällen gleich wie die der Ganglien. Das zeigt, dass entweder die Bildung von Ganglien und Wirbelbogen von denselben primären Faktoren abhängt, oder dass sich die Wirbelbogen nach den Ganglien richten.

herkommen, den die dermalen Melanophoren II vermutlich durch die verdickte Axolotl-Muskulatur zurücklegen müssen.

Ob es sich bei den epidermalen Melanophoren, die im Implantatgebiet zu schwach vertreten sind, auch nur um ein verspätetes Erscheinen handelt, konnte nicht festgestellt werden, da keine älteren Larven zur Verfügung standen.

3. Triton-Pigmentzellen im schwarzen Axolotl. Neuralleistenverpflanzungen.

In Abschnitt A. 1. war im *Triton*-Keim Wirtsepidermis durch Axolotl-Epidermis, im Abschnitt A. 2. war in entsprechender Weise Muskulatur ersetzt worden. In beiden Fällen war also für die *Triton*-Pigmentzellen nur e i n die Umgebung bildendes Gewebe ersetzt worden. Im vorliegenden Abschnitt handelt es sich nun um Versuche, in denen für die *Triton*-Pigmentzellen das gesamte somatische Milieu ersetzt ist. Diese Versuchsbedingung wird durch die einfache Verpflanzung von *Triton*-Neuralleiste in Axolotl erreicht.

a) Methode.

Operation.

Das Implantat kann als zusammenhängendes Gewebe nach der Auswanderung der Pigmentzellen nicht mehr festgestellt werden. Statt dessen bietet in der pigmentierten Larve die Ausbreitung der Pigmentzellen selbst einen guten Anhalt. Es ist jedoch zu beachten, dass der Besiedelungsbereich nach vorn und hinten weiter geht als das Implantat selbst (vergl. Abb. 2).

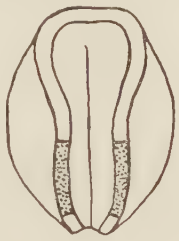

Abb. 17.
Doppelseitige Neuralwulstverpflanzungen im Stadium Gläsner 15—16.

In zwei Fällen (5.II.A, 5.III.A) wurden beide Neuralleisten des Rumpfes bei Keimen des schwarzen Axolotls im Stadium Gläsner 15 ersetzt durch entsprechende Leistenstücke von *Triton alpestris* (Abb. 17). Bei einem dritten Fall (5.I.A) wurden wohl beidseitig Leistenstücke des Wirtes entfernt aber nur einseitig ein fremdes Leistenstück eingesetzt. Hier ist also im Implantatbereich nur die Hälfte des Neuralleistenmaterials vorhanden. Bei allen drei Larven besteht die Pigmentierung in einem bestimmten Körperbereich rein aus *Triton*-Melanophoren.

In zwei von diesen Fällen (5.I.A, 5.III.A) ist möglicherweise etwas

Mesoderm mitgekommen, d. h. dass eventuell ein Teil der Muskulatur aus *Triton*-Zellen besteht. Nur ein Fall ist sicher ganz rein (5.II.A).

In vier weiteren Keimen (1.I.A, 1.II.A, 1.III.A, 1.IV) ist nur eine Leiste ersetzt worden, so dass sich in der zugeordneten Rumpfzone Pigmentzellen von Axolotl und *Triton* durcheinander entwickelten. Bei allen ist eventuell etwas Mesoderm dabei.

Die Abgrenzung des Implantatbereichs.

Die Unterschiede der *Triton*- und Axolotl-Melanophoren werden in Abschnitt B, 3 erwähnt, wo die umgekehrten Experimente besprochen sind. Diese Unterschiede sind in den vorliegenden Keimen nicht immer deutlich. Besonders bei den nur einseitig operierten Tieren ist es nicht jederzeit möglich, die *Triton*- und Axolotl-Melanophoren, die zum Teil gemischt vorkommen, voneinander zu unterscheiden. Aber auch dann wird der Implantatbereich sofort durch die auffallende Abweichung in der Anordnung und der Anzahl der *Triton*-Pigmentzellen gegenüber den Axolotl-Pigmentzellen kenntlich.

b) Die Verteilung der dermalen Triton-Melanophoren im fremden Axolotl-Körper.

In der jungen Larve.

Die *Triton*-Pigmentzellen bilden auch in der jungen Axolotl-Larve, die für sie ein fremdes Milieu darstellt, ein Streifenmuster, das allerdings vom normalen Muster ziemlich abweicht.

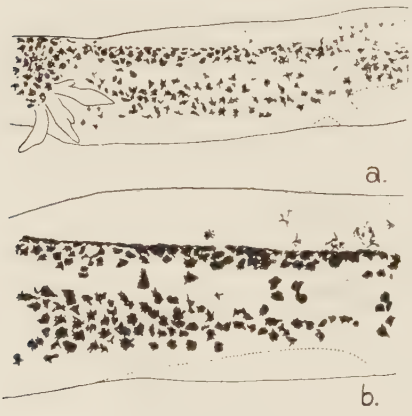

Abb. 18.

5.II.A. *a*) 10 Tage alt; *b*) 16 Tage alt. Axolotl, beidseitig in ganzer Rumpflänge mit Neuralwülsten von *Triton alpestris*. *a*) 9 ×; *b*) 16 ×.

Fälle mit Zonen reiner *Triton*-Pigmentierung. — Beidseitig *Triton*-Neuralleiste implantiert. Beispiel 5.II.A., Abb. 18.

1. Der Dorsalstreifen ist in seinem ventralen Rande etwas unregelmässiger als bei *Triton*.

2. Die bei *Triton* pigmentlose und scharf begrenzte Zone auf den Myotomen ist hier nicht scharf begrenzt. Sie ist viel schmaler und oft zerstreut mit einzelnen Melanophoren besetzt.

3. Der Dotterstreifen ist sehr locker. Er reicht dorsal fast bis zur Myotommitte.

In allen Fällen ist die Streifung in der etwas älteren Larve (entsprechend Gläsner 37—39) deutlicher ausgeprägt als in den jüngeren Stadien (entsprechend Gläsner 29—31, Abb. 18).

Fälle mit gemischter Pigmentierung. — Einseitig *Triton*-Neuralleiste implantiert. Die Pigmentzellen sind wenig gemischt. Auf der Implantatseite herrschen also die *Triton*-Melanophoren vor und bilden ein unregelmässiges, lockeres Streifenmuster, wie es oben beschrieben wurde. Die wenigen *Triton*-Pigmentzellen, die auf die Gegenseite gewandert sind, liegen zum grössten Teil dorsal oder auf dem Dotter. Ein Keim (1.II.A), bei dem die beiden Seiten sehr deutlich verschieden sind, wurde quer geschnitten. Die Muskulatur ist beidseitig im ganzen Rumpf genau gleich ausgebildet. Die Streifenzeichnung auf der Implantatseite kommt also nicht etwa durch eine andere Myotomunterlage zustande.

Abb. 19.

5.I.A. 70 Tage alt. Axolotl, linke Seite mit Neuralleiste von *Triton alpestris* in ganzer Rumpflänge. Rechte Neuralleiste entfernt. Fast reine *Triton*-Pigmentierung im ganzen Rumpf. Rechts in Rumpfmitte einige Axolotl-Melanophoren. 2 ×.

In alten Axolotl-Larven und nach der Metamorphose.

Bei 5.I.A., wo beide Rumpfleisten des Axolotls entfernt, aber nur eine *Triton*-Leiste eingepflanzt wurde, hat sich zunächst ein gelockertes Streifenmuster, wie es oben beschrieben wurde, gebildet. Bei der 70 Tage alten, vierbeinigen Axolotl-Larve (Abb. 19) ist der ganze Implantatbereich noch deutlich anders pigmentiert als der Kopf- und Schwanzbereich. In diesen sind die Melanophoren zu den charakteristischen dunklen Flecken vereinigt, während im ganzen

Rumpf, d. h. der dem Implantat entsprechenden Körperzone, die Pigmentzellen fein verteilt sind.

Die vier Monate alte Larve wurde durch Thyroxinlösung (siehe S. 495) innerhalb von 40 Tagen zur Metamorphose gebracht (Abb. 20). Überraschenderweise zeigt jetzt der ganze Rumpf die normale Fleckung des metamorphosierten Axolotls. Nur links dorsal (Implantatgebiet) sind auf dem einheitlich schwarzen Grund etwas zu wenig Flecken ausgebildet. Von einer *Triton*-Färbung oder -Zeichnung ist nichts mehr zu sehen. Ob überhaupt noch *Triton*-Zellen wesentlich an der Pigmentierung beteiligt sind, ist ungewiss.

Abb. 20.

5.I.A. Metamorphosierter Axolotl. 7 Monate alt. Gleiches Tier wie in Abb. 19. Die linke Rumpfseite (Implantatgebiet) enthält dorsal weniger weisse Flecken. 0,8 · .

Bei der Beurteilung dieses Falles muss berücksichtigt werden, dass der metamorphosierte Axolotl in allen Dimensionen mindestens doppelt so gross ist als die gleich alten metamorphosierten Molche. Die zu pigmentierende Oberfläche des Axolotls ist also mindestens viermal grösser als bei *Triton* und dazu wurde das Grundpigment nur von einer *Triton*-Leiste geliefert, so dass die implantierten Pigmentzellen eine achtmal grössere Fläche als normal zu versorgen gehabt hätten. Schon in der jungen Larve waren infolge nicht ganz sauberer Entfernung der Axolotl-Leisten wenige Axolotl-Melanophoren im Rumpf festzustellen. Es ist daher denkbar, dass bei der späteren Entwicklung die Axolotl-Melanophoren völlig überhand genommen haben bei gleichzeitig für diese grosse Oberfläche ungenügender Vermehrung der *Triton*-Pigmentzellen. Andrerseits können auch vom vorderen und hinteren Wirtsbereich Axolotl-Melanophoren eingewandert sein.

c) Die epidermalen Melanophoren.

Bei den 17 Tage alten Axolotl-Larven (entsprechend Gläsner 37), die beidseitig *Triton*-Leiste des Rumpfes erhalten hatten, sind im Implantatbereich noch keine epidermalen Melanophoren zu sehen. Diejenigen des Axolotls in Kopf und Schwanz sind jedoch schon erschienen. Die normale Molch-Larve bildet erst etwa zehn Tage später epidermale Melanophoren aus. Da die Epidermis ganz vom Axolotl-Wirt gebildet wurde, ist das vorläufige Ausbleiben der epidermalen Melanophoren im *Triton*-Areal ein Beweis dafür, dass auch diese Sorte von Pigmentzellen aus der Neuralleiste stammt und wenigstens in der Normalentwicklung nicht von der Epidermis geliefert wird. (Zufolge H. Gersch 1942 sollen nach Hormonbehandlung epidermale Melanophoren aus Epidermiszellen entstehen können.)

d) Diskussion.

In Abschnitt A.1. (S. 495 ff.) wurde gezeigt, wie die Axolotl-Haut das *Triton*-Muster beeinflusst. Die Anordnung der *Triton*-Melanophoren in zwei ziemlich kompakt pigmentierten Streifen bleibt unter der Axolotl-Epidermis bestehen. Die sonst pigmentfreie Myotomzone erhält aber eine lockere Pigmentierung.

Der Abschnitt A. 2. (S. 519 ff.) zeigte ferner, dass die Axolotl-Muskulatur auf die Streifenbildung der *Triton*-Zellen keinen Einfluss ausübt.

Wenn nur Epidermis und Muskulatur für die Pigmentierung massgebend wären, müsste man erwarten, dass die in Axolotl verpflanzten *Triton*-Pigmentzellen die gleiche Anordnung einnehmen würden wie dort, wo auf *Triton*-Wirt Axolotl-Epidermis liegt, da wie erwähnt die Axolotl-Muskulatur die Streifung nicht beeinflusst. Das trifft aber nicht zu, denn die Streifenanordnung der *Triton*-Pigmentzellen in Axolotl ist ziemlich verschieden von den Streifen der *Triton*-Pigmentzellen in *Triton*-Larven mit Axolotl-Epidermis. Der Hauptunterschied liegt darin, dass bei *Triton* mit Axolotl-Epidermis der Dotterstreifen kompakt und ziemlich scharf begrenzt ist, während die transplantierten *Triton*-Melanophoren in Axolotl einen sehr breiten, lockeren Streifen bilden und den dorsalen Dotterrand nicht scharf markieren. Die Pigmentzellen liegen hier

auf dem „Dotter“ [1] nicht dichter, sondern sind ganz gleichmässig über „Dotter“ und den ventralen Muskulaturbereich verbreitet. Dies lässt vermuten, dass erstens die *Triton*-Pigmentzellen auf *Triton*-„Dotter“ anders reagieren als auf Axolotl-„Dotter“, und dass der „Dotterbereich“ bei *Triton* bei der Streifenbildung wesentlich beteiligt ist. Es scheint, dass die *Triton*-Melanophoren von der seitlichen, von einem dünnen Mesodermhäutchen bedeckten, dotterhaltigen Entodermwand angelockt werden, beziehungsweise dass sie zu diesem Gewebe eine positive Affinität haben (vergl. S. 510 ff.). Ob dabei das Entoderm selbst oder der dünne Überzug von Seitenplattenmesoderm besonders wirksam ist, bleibt noch zu untersuchen. Für den Einfluss des Seitenplattenmesoderms sprechen die Versuche von Mangold (1936), wo entodermlose Keime dennoch ein recht schönes Streifenmuster ausbilden.

Die Muskulatur scheint von den Pigmentzellen nicht besonders bevorzugt, aber auch nicht besonders gemieden zu werden. Sie wird nur pigmentlos, wenn ihre Nachbargewebe eine grössere Affinität oder eine stärkere chemotaktische Wirkung auf die Pigmentzellen ausüben und diese dadurch stärker anlocken oder festhalten.

B. DIE EINWIRKUNGEN VERSCHIEDENER GEWEBE VON TRITON AUF DAS PIGMENTMUSTER DES SCHWARZEN AXOLOTLS.

1. Schwarzer Axolotl mit Epidermisimplantat von Triton.

(8 Fälle: T.2.B.2; 4.1; 4.2; 4.3; sae 1, 2, 4, 7.)

a) Methode.

Operation.

Wie in Abschnitt A, 1 beschrieben. sae 1, 2, 4 sind Fälle mit reinem Epidermisimplantat. Bei den andern wurde möglicherweise etwas Mesoderm mitverpflanzt.

---

[1] Siehe Fussnote S. 493.

Feststellung der implantierten Epidermis.

Es liegen nur wenige brauchbare Hautpräparate vor. Bei sae 4 (17 Tage alt; mit Boraxkarmin-Anilinblau-Orange gefärbt) liegt das Implantat im Flossensaum und ist durch seine hellere und blauere Färbung (durch die stärkere Annahme des Anilinblau) von der etwas gelben Axolotl-Haut zu unterscheiden. Auf alle Fälle ist die Haut hier noch vorhanden. In andern schlecht gefärbten Präparaten junger Larven ist das Implantat nicht abgrenzbar.

Ein älteres Tier (sae 7, 130 Tage alt) war beim Fixieren nicht mehr gesund. Die ganze Haut dieser Larve ist stark vakuolig (geschädigt ?), während das *Triton*-Implantat noch völlig normal aussieht und keine Vakuolen aufweist. Ausserdem ist die *Triton*-Epidermis heller und dünner. Die implantierte *Triton*-Epidermis ist also auch in der alten Larve noch erhalten.

Das Tier 4.2 wurde zur Metamorphose gebracht. Die Haut der Implantatregion weicht weder bei äusserlicher Prüfung noch in Schnitten von der übrigen Axolotl-Haut ab. Es sind nirgends Epidermishöcker sichtbar, wie sie für den metamorphosierten *Triton alpestris* typisch sind, wenn er sich an das Trockenleben angepasst hat (Rotmann 1936). Auch der überzählige Beinstummel, der durch die Transplantation entstanden ist, ist von glatter Haut bedeckt. Möglicherweise war das Tier aber nicht lange genug auf dem Trockenen. Hier ist fraglich, ob die *Triton*-Haut als einheitlicher Bereich noch vorhanden ist.

b) Die Wirkung der Triton-Epidermis auf das Muster von Axolotl.

In keinem der acht Fälle war eine Wirkung der Molch-Epidermis auf die Verteilung der Axolotl-Pigmentzellen zu sehen. Höchstens kann eine schwache Lichtung der Pigmentierung festgestellt werden. Auch dort, wo eventuell etwas Mesoderm mitverpflanzt wurde (4 Fälle: 2.B.1; 4.1; 4.2; 4.3), ist keine weitere Beeinflussung der Pigmentierung sichtbar.

2. Schwarzer Axolotl mit Myotomimplantat von Triton.

a) Methode.

Operation.

Das Muskelmaterial ist zwischen den Keimen dieser Serie und denjenigen von Abschnitt A 2 ausgetauscht worden. Die Wirtskeime wurden mit Nilblausulfat gefärbt, während die Implantate ungefärbt blieben. Im Stadium Harrison 16/17 wurde das Muskelmaterial durch ein Fenster in der Neuralplatte ersetzt, wie es in Abschnitt A 2 näher beschrieben ist.

Feststellung des Implantatbereichs. Histologische Charaktere.

Wie bei den umgekehrten Fällen war zunächst das helle, ungefärbte Implantat im gefärbten Axolotl-Keim noch kurze Zeit schwach sichtbar. Später konnte in einigen Fällen die Implantatstelle noch an einer geringeren Dicke der Muskulatur erkannt werden. In andern Fällen war von aussen überhaupt nichts mehr zu sehen. Von den neun Keimen wurden drei frontal (sam 3, 4, 9) und einer quer geschnitten (sam 5). Alle sind im Alter von 11—17 Tagen fixiert worden. Sie entsprechen also den Gläsner-Stadien 32—38.

Abb. 21.

sam 3. 17 Tage alt. Frontalschnitt. Axolotl, rechte Seite mit Myotomimplantat von *Triton alpestris* (Segmente 7—10). Vergl. Abb. 15. 52 ×.

Die in Abschnitt A 2 aufgezählten Unterschiede gelten auch für diese Keime: die *Triton*-Muskulatur enthält mehr Dotter und mehr Vakuolen als die Axolotl-Muskulatur. Sie ist zudem weniger dick, und die Segmente sind kürzer. In der Axolotl-Muskulatur liegen besonders in der vorderen Körperhälfte Pigmentklumpen, während bei *Triton* die Pigmentkörnchen mehr verteilt sind.

Auch die Kerne der Muskelzellen sind etwas verschieden, sowohl in der Grösse wie in der Form. Dies zeigt der folgende Vergleich: Aus einem Frontalschnitt von sam 3 (Abb. 21), in dem die Muskelzellen längs getroffen sind, wurden die Kerne von acht hintereinander liegenden Muskelsegmenten der rechten Seite ausgemessen und in Abb. 22 *a* eingetragen. Von der ganzen Segmentreihe sind (nach andern Kriterien) die ersten zwei Segmente (5. und 6.) Wirtsgewebe, ebenso die letzten zwei (11. und 12.). Von den dazwischenliegenden sind das 7., 8. und 9. *Triton*-Implantat. Das 10. ist wahrscheinlich etwas gemischt. Die Masse der Einzelkerne sind für die verschiedenen Segmente mit verschiedenen k l e i n e n Zeichen eingetragen (s. Erklärung zu Abb. 22*a*). Auf der Abszisse ist jeweils die Kernform (Länge : Breite = l/b), auf der Ordinate ist die Kerngrösse (gemessen am Produkt Länge × Breite) eingesetzt. Form 1,0 z. B. bedeutet also runde Kerne. Form 3,0 heisst: der Kern ist dreimal so lang als breit. Endlich enthält die Abbildung als g r o s s e entsprechende

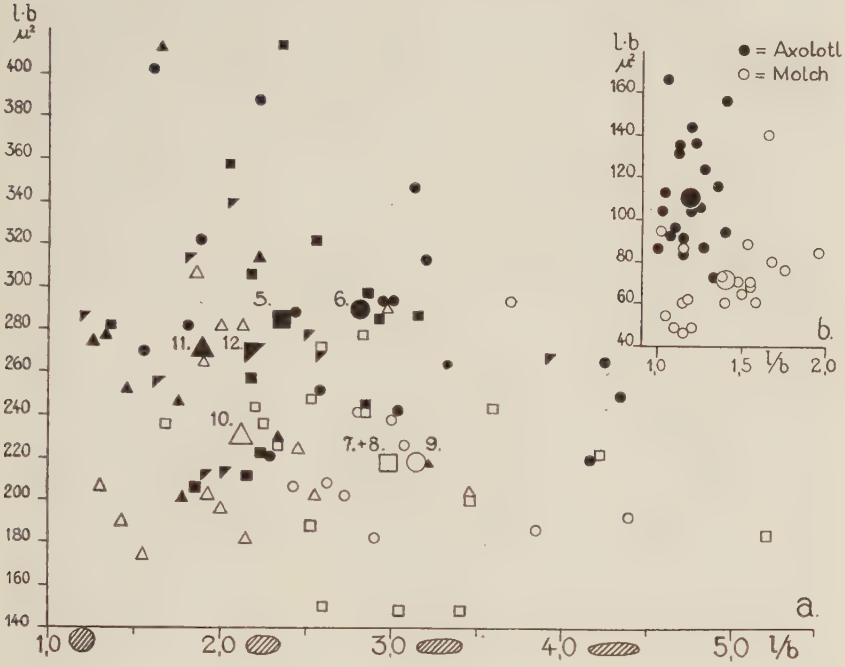

Abb. 22 *a*.

Axolotl mit Triton-Muskulatur (Fall sam 3, Abb. 21, Frontalschnitt II.3.10). Kerngrösse und -form der Muskelzellen vom 5. bis 12. Segment rechts.

Abszisse: Form der Kerne (Länge : Breite).
Ordinate: Fläche der Kerne (Länge × Breite).
Kleine Zeichen: Einzelne Kerne bestimmter Segmente.
Grosse Zeichen: Zugehörige Mittelwerte mit Segmentnummer.
5. und 6. Segment: Axolotl-Muskulatur (Wirt, gross).
7.—9. Segment: *Triton*-Muskulatur (Implantat, klein).
10. Segment: Axolotl-Muskulatur (ev. gemischt, etwas zu klein).
11. und 12. Segment: Axolotl-Muskulatur (Wirt, normal).

Abb. 22 *b*.

Axolotl mit *Triton*-Muskulatur (Fall sam 5, Querschnitt II.4.10). Kerngrösse und Form der Muskelzellen rechts (Axolotl) und links (implantierte *Triton*-Muskulatur) wie in Abb. 22 *a* aufgetragen.

Zeichen die Mittelwerte aus den Einzelmessungen mit der zugehörigen Segmentnummer. Aus der Figur ergibt sich für die Kerngrösse der verschiedenen Segmente folgendes:

5. und 6. Segment, dem Wirt zugehörig und Kerne als kleine ausgefüllte Quadrate und Kreise bezeichnet. Die Kerne sind besonders im 6. Segment, das direkt vor dem *Triton*-Implantat liegt, auffallend gross und langgestreckt. Offenbar wird durch diese Vergrösserung, die einer Zellvergrösserung entspricht, die geringe Entwicklung der implantierten *Triton*-Muskulatur kompensiert.

7.—9. Segment, zum Implantat gehörig. Kerne als kleine helle Quadrate und Kreise gezeichnet. Diese Segmente zeigen deutlich kleinere und zugleich langgestreckte Kerne.

Im 10. Segment liegen wahrscheinlich Axolotl- und *Triton*-Muskelzellen durcheinander, wobei der Axolotl-Anteil überwiegt. Dieses Segment ist etwas zu klein und weist Ketten aus kleinen, kugeligen Kernen auf (Amitotische Kerne, Franz 1915).

11. und 12. Segment, zum Wirt gehörig. Kerne als kleine schwarze Dreiecke bezeichnet. Die Kerne dieser Segmente haben ähnliche Grössen wie im 5. und 6. Segment. Sie sind hier jedoch etwas runder. Dies könnte damit zusammenhängen, dass diese Segmente weniger langgestreckt sind als das 5. und 6. Segment.

Obschon die beiden Kernarten stark ineinander streuen, kann man doch sagen, dass in Längsschnitten grosse und zugleich runde Kerne ($l.b$ über 250 μ^2, l/b weniger als 2,5) Axolotl-Muskulatur anzeigen, während kleine und zugleich langgestreckte Kerne ($l.b$ kleiner als 210 μ^2, l/b grösser als 2,5) zu *Triton*-Muskeln gehören. Raven (1937) hat für Scheidenzellen und für Zellen des sympatischen Systems ähnliche Unterschiede der Kerne von Axolotl und *Triton* festgestellt. Doch hat er nur die Grösse, nicht aber die Form der Kerne einbezogen.

Abbildung 22 *b* zeigt in der gleichen Darstellungsweise die Grössen- und Formunterschiede für die quergeschnittene Muskulatur des Keimes sam 5. Die Fläche und die Form von je 20 Kernen sind dort einzeln aufgetragen. Die Variationsbreiten überdecken sich viel weniger als bei Längsschnitten. (Der Grund hiezu könnte in der amitotischen Teilungsart liegen, wobei aus einem langen Kern zunächst zwei kurze aber noch gleich dicke Kerne entstehen, was im Querschnitt nicht sichtbar wird.) Auch in diesem Falle, also in der quergeschnittenen Muskulatur, sind die Axolotl-Kerne deutlich grösser und runder als die *Triton*-Kerne.

Die Ausbildung der Triton-Muskeln im Axolotl.

Wie im umgekehrten Experiment ist die Segmentierung in keinem der geschnittenen Keime ganz regelmässig. Bei zwei Fällen ist das Muskelimplantat als Ganzes gut in die Wirtsmuskulatur eingefügt. Jedoch sind die Segmente kleiner und zum Teil nicht vollständig voneinander getrennt oder miteinander teilweise verschmolzen, was sich auch auf die Zahl der Spinalganglien auswirkt. Auffallend ist auch hier die Kompen-

sation der zu kurzen *Triton*-Segmente durch zu grosse angrenzende Axolotl-Segmente (Abb. 21).

Bei sam 4 ist das Implantat sehr schlecht und unregelmässig ausgebildet. Dies lässt sich wahrscheinlich auf die Implantationsart zurückführen, da in diesem Ausnahmefall ein Stück der linken Rumpfmuskulatur durch solche der rechten Seite ersetzt wurde. Das Implantat liegt also mindestens in einer Richtung verkehrt.

b) Die Wirkung der implantierten Triton-Muskulatur auf das Pigmentmuster des schwarzen Axolotls.

Alle Tiere dieser Versuchsgruppe sind als junge Larven (Alter Gläsner 32—38) fixiert worden. In den meisten Fällen war überhaupt keine Wirkung auf die Pigmentierung feststellbar, so dass es zuerst fraglich schien, ob sich die implantierte *Triton*-Muskulatur überhaupt entwickelt hätte. In den Schnitten konnte aber das Implantat unzweifelhaft nachgewiesen werden. Bei wenigen Larven ist eine schwache Lichtung der Pigmentierung im Implantatbereich feststellbar, am auffallendsten bei sam 9 (Abb. 23). Die dermalen Melanophoren bilden hier aber nicht ein Streifenmuster; vielmehr sind lediglich die Lücken zwischen den Querbändern etwas breiter und die Auflockerung über der Muskelvene ist etwas ausgeprägter.

Abb. 23.
sam 9. 12 Tage alt. Axolotl, linke Seite mit Myotomimplantat von *Triton alpestris*. 16 ×.

Irgend eine Veränderung in bezug auf andere Pigmentzellen konnte nicht festgestellt werden.

c) Diskussion.

Da die Seitenmuskulatur der jungen Molch-Larve absolut unpigmentiert ist, lag es, wie schon auf S. 524 ausgeführt wurde, nahe,

für die Streifenzeichnung zur Hauptsache die Myotome verantwortlich zu machen. Die Wirkungsweise der Muskeln konnte darauf beruhen, dass diese selbst die Auspigmentierung noch latent vorhandener Pigmentzellen nicht gestatteten, oder dass sie die darüber liegende Epidermis in dieser Richtung beeinflusst hätten. Bei der Überpflanzung dieser Molch-Muskulatur auf den gleichmässig pigmentierten Axolotl hätte man erwarten können, dass sich im Axolotl ebenfalls eine Streifenzeichnung im Implantatbereich zeigen würde. Wie auch im umgekehrten Experiment (Axolotl-Muskulatur in *Triton*) bestätigte sich diese Erwartung durch die Versuche nicht. Die Axolotl-Melanophoren bilden über der *Triton*-Muskulatur keinerlei Streifenmuster. Es ist höchstens eine geringe Auflockerung der Pigmentierung dieses Gebietes festzustellen. Dies könnte im Anschluss an die bisherigen Ergebnisse als etwas kleinere Affinität der Axolotl-Melanophoren zu *Triton*-Muskulatur als zu Axolotl-Muskulatur gedeutet werden. Wie weit ausserdem die grosse Zahl der Pigmentzellen (Wanderungsdruck, Arealsättigung; vergl. S. 512 und Abschnitt IV) feinere Wirkungen der fremden Muskulatur verdeckt, kann noch nicht gesagt werden. Auch in einem Fall (sam 5), wo die Zahl der Propigmentzellen halbiert wurde (Entfernung der Neuralleiste der Normalseite in der Implantatzone), ist die Verminderung der Pigmentzellen immer noch zu gering, als dass eine Wirkung des Implantats, falls sie vorhanden ist, zum Ausdruck kommen könnte.

3. Pigmentzellen des schwarzen Axolotls in Triton Neuralleistenverpflanzungen.

a) Methode.

Operation.

In diesem Abschnitt sind die Versuche zusammengestellt, bei welchen Neuralleiste vom schwarzen Axolotl im Stadium Harrison 13—18 einseitig oder beidseitig in Molch verpflanzt wurde (Abb. 17). Als Wirte dienten Keime von *Triton alpestris*. Die geringe Zahl dieser Schwarz-Leisten-Implantate wird ergänzt durch die zahlreicheren Implantationen von Leisten aus weissen Axolotln und durch viele kombinierte Fälle, bei welchen ausser Neuralleiste vom schwarzen Axolotl noch Epidermis verpflanzt worden ist. Sie ergeben alle in der Hauptsache dieselben Resultate.

Unterschiede zwischen Triton- und Axolotl-Pigmentzellen.

In einer früheren Mitteilung (1940) sind die dermalen Melanophoren von *Triton palmatus* und *Amblystoma mexicanum* beschrieben worden. Das zuverlässigste Unterscheidungsmerkmal bildet die Farbe, da bei gleicher Ausdehung die *palmatus*-Melanophoren braun, die Axolotl-Melanophoren jedoch grau-braun-violettlich aussehen. Sind aber z. B. die *palmatus*-Melanophoren stärker kontrahiert als die Axolotl-Melanophoren, was bei Aufenthalt in Dunkelheit besonders im Kopf eintritt, so kann die Herkunft nach der Farbe nicht mehr beurteilt werden.

Die Form der Melanophoren ist nur mit Vorsicht zu verwenden: die jungen Axolotl-Melanophoren sind von Anfang an etwas grösser und schwächer gefärbt. Bei gleicher Lage sind später die ruhenden *palmatus*-Melanophoren gleichmässiger und feiner verzweigt als die Axolotl-Melanophoren, welche eine grössere Verästelung und oft länger vorstehende Hauptäste besitzen. Die gleichen Merkmale zeigen sich auch in Schnitten. Dass bei der Beurteilung der Pigmentzellen nach der Form Vorsicht am Platze ist, zeigt Abb. 8 *c*, in der verschiedene Flächentypen und Asttypen innerhalb einer *Triton*-Melanophorenschar vorkommen. Die Flächenzellen entsprechen hier Ruhestadien, die Astzellen aber befinden sich im Wanderzustand.

Entsprechende Farb- und Formunterschiede gelten auch zwischen der andern verwendeten Molchspezies *Triton alpestris* und Axolotl.

Die epidermalen Melanophoren sind bei Axolotl und *Triton* in der Form gleich, weisen aber denselben Farbunterschied auf, wie die dermalen Melanophoren: *palmatus*-Zellen sind heller, Axolotl-Zellen dunkler. Der Vergleich bezieht sich auf die Zellen beider Arten in *palmatus*-Haut.

Die Lipophoren des Axolotls leuchten intensiv goldgelb, während diejenigen von *Triton* blassgelb gefärbt sind.

Bei den Guanophoren sind keine Unterschiede in Form oder Farbe festgestellt worden.

Durch Zeit, Ort und Menge des Auftretens der verschiedenen Pigmentzellen kann die Zugehörigkeit zu Implantat oder Wirt ebenfalls beurteilt werden.

b) Die Beteiligung der Axolotl-Melanophoren an der Musterbildung der jungen Triton-Larve.

Doppelseitige Implantation der Neuralwülste des schwarzen Axolotls in Triton. (3 Fälle: 5.I.B, 5.II.B, 5.III.B; Wirt: *Triton alpestris*, Abb. 24.)

Die Axolotl-Melanophoren besiedeln in *Triton* die ganze Flanke, überschreiten aber auf dem Dotter ventralwärts die Zone der normalen Dotterstreifen kaum. Da auf dem Dotter ein fast lückenloses Band von Pigmentzellen liegt, während die Muskelzone lockerer pigmentiert wird, kommt auch im Implantatgebiet eine deutliche Streifenzeichnung zum Ausdruck. Dabei ist der Dotter-

Abb. 24.

5.II.B. Gläsner 35. *Triton alpestris*, beidseitig mit Neuralwülsten von Axolotl. Reine Axolotl-Pigmentierung im Vorderrumpf. 12 ×.

streifen gegen die Muskulatur ziemlich scharf abgegrenzt, während die Besiedelung nach dorsal allmählich zunimmt, man daher kaum einen Dorsalstreifen abgrenzen kann. Nach vorne und hinten vom Implantat schliesst ein ziemlich breites Mischgebiet der Spender- und Wirtsmelanophoren an. Dass in ihm hauptsächlich die Axolotl-Melanophoren aus ihrem Ursprungsgebiet stark nach vorn und hinten weitergewandert sind, zeigen Fälle, wo anschliessend an die Neuralwülste noch Epidermis mitverpflanzt wurde, die später die genaue Länge des Implantats erkennen lässt (Abb. 2). Hier gehen die Axolotl-Melanophoren ebenfalls über den durch das Implantat nun genau bezeichneten Quergürtel hinaus. Das gleiche Ergebnis beobachteten schon Twitty und Bodenstein (1939). Eine Querbänderung wie beim Axolotl ist bei diesen Keimen nicht zu sehen.

Implantation nur eines Neuralwulstes des schwarzen Axolotls in Triton. (2 Fälle: 1.I.B, 1.III.B; Wirt: *Triton alpestris*; Abb. 25.)

Die Melanophoren beider Seiten sind gemischt. Jedoch ist die Implantatseite stärker mit Axolotl-Pigmentzellen besetzt als die Gegenseite. Sie besiedeln hauptsächlich den Dotter und etwas lockerer die Muskulatur. Dorsal sind nur wenig Axolotl-Zellen festzustellen. Dort liegen hauptsächlich *Triton*-Melanophoren. Diese sind nur in geringerem Masse auch auf dem Dotter anzutreffen und scheinen gleichmässiger auf beide Seiten verteilt zu sein als die Axolotl-Melanophoren.

Im ganzen Implantatbereich sind beiderseits epidermale Melanophoren zu sehen, die nur vom Axolotl stammen können, da in diesem Stadium (Gläsner 40—41) beim Molch noch keine solchen Pigmentzellen sichtbar werden (S. 529).

Abb. 25.
1.III.B. Gläsner 36. *Triton alpestris*, linke Seite mit Neuralleiste von Axolotl. Gemischte Pigmentierung. 9 ×.

c) Diskussion.

Die doppelseitigen und einseitigen Verpflanzungen von Neuralleiste des schwarzen Axolotls auf *Triton* brachte folgende Ergebnisse:

Die implantierten Melanophoren des Axolotls ordnen sich gut in das Streifenmuster des Molches ein, wenn sie in verhältnismässig geringer Zahl vorhanden sind (wie in Abb. 25 *b*). Haben sich aber viele Axolotl-Melanophoren entwickelt, so wird auch die Seitenmuskulatur ziemlich dicht mit Pigmentzellen besetzt (Abb. 24 u. 25 *a*). Auch dann ist aber durch die noch dichtere Besiedlung des Dotters eine Streifenanordnung sichtbar.

Da weder die Haut noch die Muskulatur des Molches auf die Axolotl-Pigmentzellen einen streifenbildenden Einfluss ausübt

(vergl. Abschnitt B. 1. und 2.), kann diese Wirkung nur von dem „Dotterbereich“ [1] ausgegangen sein. Die Axolotl-Melanophoren müssen also, wie die *Triton*-Melanophoren von dem Dotterbereich des Molches angesammelt werden. Sie scheinen aber auf diesen Einfluss schwächer als die eigenen Molch-Pigmentzellen zu reagieren. Dies wird dadurch wahrscheinlich gemacht, dass immer einige Axolotl-Melanophoren auf der Muskulatur bleiben und dass sie besonders den dorsalen Dotterrand besiedeln.

C. ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE UND ALLGEMEINE DISKUSSION DER IN DEN ABSCHNITTEN A UND B BESCHRIEBENEN EXPERIMENTE.

Transplantationen und Defekte von Entoderm und Seitenplattenmesoderm könnten die Bedeutung des Dotterbereichs [1] für das Entstehen des Streifenmusters der Molch-Larven direkt beweisen. Obgleich solche Versuche noch fehlen, kann aus den Ergebnissen der beschriebenen Kombinationen doch der folgende Schluss gezogen werden: Die Unterschiede in der Pigmentierung der Molch- und Axolotl-Larven kommen dadurch zustande, dass sich die Axolotl-Melanophoren auf dem Axolotl-Dotter nicht ansammeln. Das wird aber sowohl durch die Pigmentzellen selbst als auch durch die Umgebung (Seitenplattenmesoderm oder Entoderm) bewirkt. Wird nämlich Axolotl-Neuralleiste auf *Triton* verpflanzt, so sammeln sich die Axolotl-Melanophoren wenigstens zum Teil auf dem *Triton*-Dotter an. Sie sind also einem solchen Einfluss zugänglich, d. h. mindestens ein Umgebungsfaktor der Pigmentzellen, die seitliche dotterhaltige von Seitenplattenmesoderm überzogene Entodermwand (kurz als „Dotter“ bezeichnet), ist in den beiden verwendeten Amphibienformen verschieden. Entwickeln sich andererseits *Triton*-Melanophoren in einem Axolotl-Wirt, so ordnen sie sich im Gegensatz zu den Axolotl-Melanophoren ebenfalls streifenartig an. Das zeigt, dass zwischen *Triton* und *Amblystoma* Unterschiede auch in

[1] Siehe Fussnote S. 493.

einer verschiedenen Reaktion der Pigmentzellen selbst bestehen.

In Bezug auf die Pigmentierung zeigen sich also zwischen Molch und Axolotl Unterschiede, die den Pigmentzellen selbst innewohnen (inherent, intrinsic, HARRISON, TWITTY), als auch Unterschiede in den Umgebungsfaktoren (hier in der Wirkungsweise des Dotterbereichs).

TWITTY (1936) hat zwischen verschiedenen *Triturus*-Arten Neuralleiste ausgetauscht und gefunden, dass sich die Pigmentzellen in einem fremden Wirt spendergemäss [1] anordnen. Er schliesst daraus, dass die Unterschiede im Pigmentmuster dieser Molcharten nur auf inhärenten Verschiedenheiten der Pigmentzellen beruhen. Die Nachbargewebe haben also an den Musterunterschieden dieser nahverwandten *Triturus*-Arten keinen Anteil.

Bei der von BALTZER (1941) untersuchten Kombination *Hyla-Triton* haben die beiden verwendeten Arten ein verschiedenes Muster und die topographische Einordnung der *Hyla*-Zellen in *Triton* ist „überwiegend wirtsgemäss". Es müssen also bei beiden Arten beträchtliche Unterschiede in den Umgebungsfaktoren (d. h. den Nachbargeweben) vorhanden sein. Die fremden Pigmentzellen müssen jedoch auch hier die Fähigkeit haben, auf die ordnungsfremde Umgebung zu reagieren. Sie stimmen demnach in der Reaktionsfähigkeit als einer Grundeigenschaft mit den arteigenen Melanophoren überein.

Spendergemässes oder wirtsgemässes Verhalten sind zwei Extremfälle, die bei genauer Analyse wohl selten rein verwirklicht werden. Ein spendergemässes Verhalten setzt eine völlig gleiche Wirkung der Umgebungsfaktoren voraus, wogegen bei wirtsgemässem Verhalten die Reaktionsweise des Transplantats mit derjenigen des entsprechenden Wirtsmaterials vollkommen übereinstimmen muss. Meistens werden, wie auch LEHMANN (1929,

---

[1] Die Bezeichnung „herkunftsgemäss" wird in der Literatur in verschiedenem Sinne verwendet, einerseits bei hetero- oder xenoplastischen Verpflanzungen, in denen die artlich verschiedene Herkunft von Bedeutung ist, andererseits als Gegensatz zu ortsgemäss bei homoplastischen Versuchen, d. h. bei Verpflanzungen zwischen verschiedenen Keimorten. Die Bezeichnung „herkunftsgemäss" sollte jedoch auf letzteren Fall beschränkt werden zur Bezeichnung des Entnahmeorts. Bei heteroplastischen oder xenoplastischen Verpflanzungen wäre, soweit es sich um orthotope Versuche handelt, nur das Begriffspaar „wirtsgemäss - spendergemäss" zu verwenden.

S. 361) hervorhebt, neben spender- und wirtsgemässen Zügen auch atypische, neuartige Reaktionsweisen zwischen Implantats- und Wirtsgeweben auftreten.

Während bei den von TWITTY untersuchten *Triturus*-Arten die Unterschiede besonders in den Pigmentzellen selbst stecken, treten zwischen Molch und Axolotl dazu noch Verschiedenheiten in den Umgebungsfaktoren auf. Diese sind zwischen *Triton* und *Hyla* wohl noch grösser, so dass dadurch die wahrscheinlich vorhandenen aber feineren Unterschiede in der Reaktionsweise der betreffenden Pigmentzellen unterdrückt werden.

Die Art und Wirkungsweise einiger musterbildender Faktoren sind in Abschnitt IV besprochen.

D. DIE WIRKUNG VERSCHIEDENER GEWEBE DES WEISSEN AXOLOTLS AUF DIE PIGMENTIERUNG.

1. Die normale Pigmentierung des weissen Axolotls und bisherige Ergebnisse.

Die weisse Rasse des Axolotls (Abb. 26 und 29 *a*) unterscheidet sich genetisch vom schwarzen Axolotl (*Amblystoma mexicanum*) in einem mendelnden, rezessiven Erbfaktor. Durch dieses Gen wird aber keine vollständige Pigmentlosigkeit bewirkt. Die dermalen Melanophoren erscheinen zu gleicher Zeit, wie bei der schwarzen Rasse, jedoch nur dorsal. Die untere Hälfte der Myotome und der ganze Dotterbezirk bleiben weiss. Entsprechend den Querbinden der schwarzen Rasse gruppieren sich hier die Pigmentzellen im Rücken zu einigen mehr oder weniger voneinander getrennten Pigmenthaufen. Im Kopf reichen die Pigmentzellen bis auf die Augenhöhe und sind besonders im Hinterkopf stark entwickelt. Die Melanophoren sind meistens ziemlich klein, selten voll expandiert.

Als nächste Pigmentzellen nach den dermalen Melanophoren erscheinen die Lipophoren. Sie haben etwa dasselbe Verbreitungsgebiet wie jene. Epidermale Melanophoren können nur selten in geringer Zahl besonders im Kopf festgestellt werden. In der zwei Monate alten Larve (Abb. 26) bedecken viele Guanophoren des Peritoneums die Eingeweide. Dorsal sind keine Guanophoren beobachtet worden.

Harrison (1933) und besonders Du Shane (1935, 1936, 1939) haben Experimente unternommen, um die Pigmentierungsverhältnisse der weissen Rasse des Axolotls aufzuklären. Die Hauptergebnisse sind folgende (Du Shane 1939):

1. Der weisse Axolotl produziert in der Neuralleiste prospektive Pigmentzellen, die denjenigen des schwarzen Axolotls ungefähr gleichwertig sind.

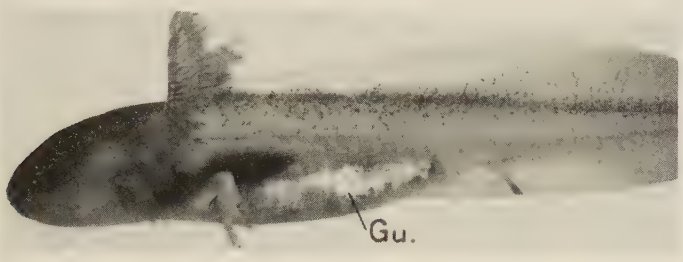

Abb. 26.
Weisser Axolotl, normal. 70 Tage alt. Gu = Guanophoren des Peritoneums. 2 ×.

2. Zum Auspigmentieren der Melanophoren ist eine Substanz (wahrscheinlich eine Oxydase) nötig, die in den Geweben der pigmentierten Arten vorkommt, beim weissen Axolotl aber fehlt oder nur in ungenügender Menge vorhanden ist.

Du Shane vermutet, dass die Pigmentzellen auch in der weissen Rasse die bei der schwarzen Rasse vorhandene Verbreitung einnehmen, sich also vom Rücken aus über die Körperseiten bis zu den Rändern der Bauchfläche ausbreiten, dass sich aber nur die dorsalen Zellen durch eine summative ausfärbende Wirkung von Neuralrohr, Mesenchym und Epidermis auspigmentieren würden.

Die Ergebnisse der Transplantationen zwischen Molch und weissem Axolotl können zu den Vorstellungen von der Wirkungsweise dieses Pigmentgens weitere Beiträge liefern.

2. Pigmentzellen des weissen Axolotls in Triton.

Für die Operation und die Unterschiede der Pigmentzellen siehe B. 3. Es wurden in der *Triton*-Neurula Stücke der Neuralwülste sowohl doppelseitig wie einseitig durch

Axolotl-Wülste ersetzt. Im ersteren Falle entstehen Querzonen mit reiner Axolotl-Pigmentierung, im letzteren aber gemischte Melanophorenbestände auf beiden Seiten.

a) Die Beteiligung der Axolotl-Melanophoren an der Musterbildung in der jungen Triton-Larve.

Doppelseitige Implantationen der Neuralwülste. Reine Axolotl-Pigmentierung der weissen Rasse in jungen Triton-Larven.

Die Ergebnisse fünf derartiger Fälle sind nicht in allen Teilen einheitlich. Die Tabelle 6 gibt über sie Auskunft: *a*) für die Lage des Implantats; *b*) für mitverpflanzte andere Gewebe, die auf den Schnitten festgestellt werden konnten; *c*) für die Wirkung auf die Pigmentierung.

Abb. 27.

pwl I.4. Gläsner 38. *Triton palmatus*, beidseitig in ganzer Rumpflänge mit Neuralwülsten des weissen Axolotls. Reine Axolotl-Pigmentierung. 16 ×.

Die Axolotl-Melanophoren sammeln sich also im Molch besonders auf dem Dotter stark an, wodurch eine Streifenzeichnung entsteht (Ergebnis 1—3). Von der normalen Streifung der Molch-Larven unterscheidet sie sich aber dadurch, dass auch der Muskelbereich in allen Fällen mindestens einige Melanophoren aufweist und dass kein durchgehender Dorsalstreifen vorhanden ist (Ergebnis 5 u. 6).

Bei den Keimen pwl.I.4 (Abb. 27) und pwl.II.4 ist auf einer Seite (Abb. 27 *a*) die Streifenzeichnung viel ausgeprägter als auf der andern (Abb. 27 *b*). Die Vermutung, dass eventuell mitverpflanzte Muskulatur des weissen Axolotls dies bewirkt hätte, bestätigte sich nicht. Die genaue Untersuchung der Querschnitte dieser Larven zeigte, dass Axolotl-Zellen nur im Neuralrohr und zwar meistens dorso-median vorkommen. Die Muskulatur dagegen ist auf beiden Seiten rein *Triton*. Die deut-

Tabelle 6.

	Protokoll Nr.				
	9.I.A.	pwl.I.4 (Ab. 27)	pwl.I.6	pwl.I.7	pwl.II.4
	Wirt: *Tr. alp.*	Wirt: *Triton palmatus*			
a) Lage der implantierten Neuralwülste.	Vordere zwei Drittel des Rumpfes	Ganzer Rumpf	Ganzer Rumpf	Ganzer Rumpf	Rumpf von Schulterregion an. Doppelt so lange Wulststücke entfernt als eingesetzt.
b) Ergebnisse der Schnittuntersuchung. Zusätzlich miteingepflanzte Gewebe.	? Im metamorphos. Tier kein Axolotl-Gewebe feststellbar	Dorsaler Teil des Neuralrohrs enthält z. T. Axolotl-Zellen. Muskulatur rein Wirt.	? Nicht geschnitten	?	Im dorsalen Teil des Neuralrohrs liegen stellenweise Axolotl-Kerne. Im Hinterrumpf bildet das Implantat den äussersten Rand des Flossensaums. Muskulatur rein *Triton*.
c) Ergebnisse Gl. 33-36:					
1. Die Pigmentzellen des Axolotls bilden ein Streifenmuster.	+	+	+	+	++
2. Dieses wird hauptsächlich durch eine starke Ansammlung der Melanophoren auf dem Dotter hervorgerufen.	+	+	+	+	+
3. Der Dotterstreifen ist gegen die Muskulatur ziemlich scharf abgegrenzt.	—	—	+	+	+
4. Die Muskulatur ist fast gleichmässig locker mit Melanophoren besetzt.	+	—	—	—	—
5. Die Muskulatur ist z. T. pigmentfrei.	—	+	+	+	+
6. Es ist kein durchgehender einheitlicher Dorsalstreifen vorhanden.	+	+	+	+	+
7. Die dorsalen Melanophoren sind in einigen Paketen gehäuft.	—	±	±	+	++

++ sehr deutlicher Befund; + deutlicher Befund; ± Merkmal kaum ausgeprägt; — Merkmal fehlt.

lichere Streifung einer Seite kann also nicht durch ein Muskelimplantat hervorgerufen worden sein. Als einziger Unterschied der beiden Seiten ist eine etwas geringer entwickelte Muskulatur auf der Seite mit der ausgeprägteren Streifung festzustellen.

Um diese Erscheinung genauer zu erfassen, wurde bei beiden Fällen die Muskulatur von je 26 Querschnitten (jeder zweite von 52 aufeinanderfolgenden Schnitten) mit dem Zeichnungsapparat auf Karton gezeichnet. Als Mass für die Breite der Muskulatur wurde die grösste Distanz vom dorsalen Zipfel bis zur äusseren ventralen Ecke gemessen. Um das Muskelvolumen vergleichen zu können, wurden die Figuren ausgeschnitten und gewogen.

Ergebnisse: Die Breite und Fläche der Myotome auf der schwächer gestreiften, d. h. der stärker diffus pigmentierten Seite (Abb. 27 *b*) ist als 100% gesetzt.

Seite mit deutlicherer Streifung . . .	pwl.I.4 (Abb. 27 *a*)	pwl.II.4
Durchschnittl. Breite der Muskulatur	92,1%	91,8%
Durchschn. Volumen der Muskulatur	90,5%	88,7%

Die einseitig schwächer entwickelte Muskulatur dürfte dadurch zustande gekommen sein, dass bei der Entfernung der Wirtsleiste auch unterlagernde praesumptive Muskulatur entfernt und durch das Implantat nicht kompensiert wurde. Diese Annahme müsste durch besondere Experimente genauer geprüft werden. Hier ist für uns die Folge der verminderten Muskulatur wichtiger. Sie liegt darin, dass sich auf der Muskeldefektseite der Dotter etwas weiter nach dorsal hinaufschiebt. Dieser Tatsache geht in beiden Tieren eine deutlichere Streifung parallel. Dieses Ergebnis weist wiederum auf die Bedeutung des Dotterbereichs bei der Bildung des Streifenmusters des Molches hin (vergl. Abschnitt IV).

Die Anordnung der dorsalen Melanophoren zu Querbändern kommt nur bei pwl.II.4 sehr deutlich zum Ausdruck und hängt wahrscheinlich mit der geringeren Menge des Neuralleistenmaterials zusammen. Auffallenderweise sind auch die Axolotl-Zellen, welche im dorsalen Teil des Neuralrohrs zerstreut liegen, an denselben Stellen wie die Pigmentzellen stärker gehäuft. Ob und wie diese beiden Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen sind, kann noch nicht gesagt werden.

Einseitige Implantationen. Gemischte Melanophorenbesiedelung in der jungen Triton-Larve. (2 Fälle: WWc 4, pwl.II.2; Abb. 28. Wirt: *Triton palmatus*.)

Das Implantat bildet in beiden Fällen ausser Neuralleiste noch ein ganz schmales Stück Flossensaum und vereinzelte Zellen des Neuralrohres (meist Rohon-Beard-Zellen). Die Muskulatur ist rein Wirt. Bei andern Fällen, die auf einer Seite ausser Neuralleiste noch grössere Stücke anderer Gewebe des weissen Axolotls besitzen, verhält sich das Pigment, welches auf die Normalseite gewandert ist, im allgemeinen gleich wie bei den hier zu besprechenden Larven.

Abb. 28.
pwl II.2. Gläsner 37. *Triton palmatus*, rechtsseitig mit Neuralwulst des weissen Axolotls. Pigmentzellen gemischt. Axolotl-Melanophoren dunkel, *Triton*-Melanophoren heller. 16 ×.

Das Pigmentmuster aller dieser Fälle lässt sich folgendermassen charakterisieren:

1. Die Zellen beider Leisten besiedeln sowohl die eigene wie die gegenüberliegende Seite des Rumpfes. Infolge dessen bilden die Axolotl- und *Triton*-Melanophoren gemischte Bestände. Aus den Zählungen ergibt sich, dass die Axolotl-Leiste ungefähr doppelt so viele Melanophoren geliefert hat wie die *Triton*-Leiste. Zusammen mit der Überwanderung etwa des dritten Teils der gesamten Bestände ergibt sich daraus eine Verteilung wie folgt (vergl. Tab. 7, S. 557):

Implantatseite		Normalseite	
4 Ax.	1 *Tr.*	2 *Tr.*	2 Ax.

2. Die Streifenzeichnung ist auf der Operationsseite nur undeutlich. Dies rührt daher, dass die Axolotl-Melanophoren in der Gegend des dorsalen Dotterrandes besonders dicht liegen, zum Teil auf dem Dotter zum Teil aber auf der Muskulatur, und dass die Myotombahn der Implantatseite selbst auch stark besiedelt ist. Auf der Normal-

seite dagegen, wo die Axolotl-Melanophoren nicht in solcher Überzahl vorkommen, ist das Streifenmuster sehr deutlich. In einem Fall (WWc 4) sind die Myotome fast leer, im andern (Abb. 28 *b*) nur mit wenigen Melanophoren besetzt.

3. Im Gegensatz zu den beidseitig sehr dicht besetzten, breiten Dotterstreifen weist die Normalseite auf dem Rücken einen deutlichen Pigmentmangel auf, und auch auf der Implantatseite sind die dorsal liegenden Melanophoren nicht zu einem kompakten Streifen zusammengeschlossen. Die Wirtspigmentzellen sind dorsal auffallend schwach vertreten.

4. Auf beiden Seiten liegen die *Triton*-Melanophoren ventraler als die Axolotl-Melanophoren. Sie breiten sich flächig auf dem Dotter selbst aus, während die Axolotl-Melanophoren mehr das Übergangsgebiet zur Muskulatur besiedeln.

b) Diskussion.

Nach Du Shane (1939) produzieren die Neuralleisten bei der weissen Axolotl-Rasse in ähnlicher Weise Pigmentzellen wie bei der schwarzen Rasse. Darnach ist zu erwarten, dass Verpflanzungen weisser Neuralleisten auf *Triton* ähnliche Resultate liefern wie die Verpflanzungen schwarzer Neuralleisten der Reihe B. 3. In der Tat stimmen die Ergebnisse der beiden Experimentgruppen in den grossen Zügen überein. Es seien daher hier nur die Unterschiede besprochen.

Die Zahl der Pigmentzellen scheint bei Leisten der weissen Axolotl-Rasse etwas geringer zu sein als bei Leisten des schwarzen Axolotls. Da aber eine genaue Dosierung der transplantierten Menge des Neuralleistenmaterials schwer durchzuführen ist und bei der Operation nicht besonders darauf geachtet wurde, kann es sich hier um Zufälligkeiten handeln.

Überall fehlt ein durchgehender Rückenstreifen. Bei den einseitig operierten Keimen sind dorsal besonders auf der Normalseite sowohl Wirts- wie auch Spendermelanophoren sehr schwach vertreten. Obschon sich aus dem Implantat noch ein schmaler Streifen von Epidermis gebildet hat, kann es sich hier doch nicht um einen Mangel in der Auspigmentierung infolge weisser Axolotl-Epidermis handeln, denn diese Epidermis wird bald in den Flossensaum abge-

hoben; so kommen die Pigmentzellen zwischen reine Wirtsgewebe zu liegen. Offenbar fehlen die Pigmentzellen selbst. Dass es sich dabei um eine primär geringere Melanophorenproduktion handelt, ist nicht anzunehmen. Vermutlich wirken daher die Zellen des weissen Axolotls (hier sind es zum allergrössten Teil Neuralleistenzellen) sowohl auf die *Triton*-Pigmentzellen wie auch auf die eigenen Neuralleistenzellen abstossend. Diese Kräfte können sehr klein sein, denn für den Bereich des dorsalen Streifens kann wahrscheinlich eine sehr geringe Abstossung für eine merkbare Änderung des Musters genügen (vergl. Abschnitt IV).

3. Weisser Axolotl mit Epidermis des Molches.

a) Methode.

Operation.

Vier Keime wurden im Stadium Harrison 15, fünf andere im Stadium Harrison 31 (Schwanzknospenstadium) operiert. Als Spender diente *Triton alpestris*. In keinem Fall ist Muskulatur mitverpflanzt worden, bei den älteren Stadien aber eventuell etwas Seitenplattenmesoderm.

Feststellung der implantierten Triton-Epidermis.

Es wurden ungefärbte Implantate in blaugefärbte Wirte gesetzt. Auch nach Verschwinden der Vitalfarbe sind die Implantate durch ihren viel geringeren Gehalt an primärem Pigment erkennbar. Sie treten als hellere Gebiete hervor. Später, wenn die Pigmentierung eingesetzt hat, sind die meisten Implantate durch die starke, scharf begrenzte Besiedelung mit Melanophoren gekennzeichnet. Bei Hautpräparaten (zwei Fälle) gelten die in Abschnitt A. 1. beschriebenen Unterschiede.

b) Die Wirkung der Triton-Haut auf die Pigmentierung des weissen Axolotls.

Junge Larven.

Das Implantat bedeckt die Myotome in ganzer Breite und reicht dorsal bis zum Flossensaum. (5 Fälle: 8.III.B, 9.II, 9.III.2, wae. 1, wae. 5; Abb. 29.)

Die *Triton*-Haut wird dicht von Pigmentzellen besiedelt. In einigen Fällen scheint sogar die normale Pigmentierung des schwarzen Axolotls übertroffen zu sein. Falls sich das Implantat

bis auf den Dotter erstreckt, sind der ventrale Teil der Muskulatur und der Dotterbezirk stärker pigmentiert als das dorsale Gebiet. In den meisten Fällen hat der ganze Pigmentflecken eine sehr deutliche, scharfe Grenze, die mit derjenigen des Implantats zusammenfällt. Unter der *Triton*-Haut fehlt eine Querbänderung. Bei 9.II erstreckt sich das Hautimplantat bis auf die Bauchfläche. Hier reicht die Pigmentierung ventral etwa so weit wie beim schwarzen Axolotl. Der unterste Teil des grossen Implantats ist hier frei von Pigmentzellen.

Abb. 29.
9.II.2. 13 Tage alt. Weisser Axolotl, rechte Seite mit Epidermisimplantat von *Triton alpestris*. 9 ×.

In allen Fällen sind bei den zwei Wochen alten Larven in der *Triton*-Haut reichlich epidermale Melanophoren aufgetreten. Es kann sich nur um solche des Axolotls handeln, da diese Pigmentzellen beim Molch in viel geringerem Mass und erst etwa nach einem Monat erscheinen (vergl. S. 529 u. 539).

Das Implantat liegt zum grössten Teil auf der ventralen Hälfte der Myotome und reicht dorsal nicht bis zum Flossensaum. (wae. 7, 9.III.1.)

Zu den oben erwähnten Erscheinungen (dichte Melanophorenbesiedlung, scharfe Begrenzung) kommt noch, dass die dorsale Muskulatur oberhalb des Implantats, welche gewöhnlich beim weissen Axolotl locker pigmentiert ist, einen deutlichen Pigmentmangel aufweist. Die gleiche Erscheinung kann auch bei einigen Keimen festgestellt werden, wo aber statt *Triton*-Haut Epidermis

des schwarzen Axolotls verwendet wurde (Baltzer 1942, unveröffentlicht. SeW 1.2; 1.3; 1.4; 2.3).

Das ganze Implantat liegt auf dem Dotter. (wae. 2, wae. 3.)

Unter dem kleinen, fast median gelegenen Hautstück von wae. 2 sind keine Pigmentzellen aufgetaucht. Das ganze Tier sieht vollständig normal aus.

Bei wae. 3 liegt das Implantat auch auf dem Dotter, aber weniger ventral (Abb. 30). Die Pigmentverhältnisse dieses Keimes sind interessant u. sollen näher beschrieben werden. Kurz nach dem Erscheinen der Melanophoren ist das Implantat noch leer (Abb. 30*a*). Direkt an seiner dorsalen Grenze kann man aber auf dem Dotter eine blasse, astige Pigmentzelle sehen. Weiter dorsal, auf der Muskulatur, ist eine deutliche Anhäufung von Melanophoren aufgetreten. Vier Tage später (Abb. 30 *b*) sind an zwei Stellen einige Melanophoren unter die *Triton*-Haut gewandert und haben sich stark ausgebreitet. Dorsal vom Implantat liegen gerade auf der Dottergrenze einige vollausgefärbte Pigmentzellen von etwas geringerer Grösse, wie sie für den weissen Axolotl charakteristisch ist. Diese schwache Besiedelung des Implantats und des dorsalen Grenzgebietes hat sich später wenig geändert. Die Melanophoren haben sich durch Teilung etwas vermehrt, jedoch sind wohl keine neu eingewandert. Im 18 Tage alten Tier waren auf dem Dotter der Implantatseite 18 Melanophoren und 6 Lipophoren festzustellen. Die anfänglich sehr grossen, unter dem Implantat liegenden

Abb. 30.

wae 3. *a*) 10 Tage alt; *b*) 14 Tage alt. Weisser Axolotl, linke Seite mit Epidermisimplantat von *Triton alpestris*. 16 ×.

Pigmentzellen haben sich nach dem Verschwinden des Dotters kontrahiert.

Der Einfluss des Implantats bei alten Larven und nach der Metamorphose.

Ein Tier (9.III.1) wurde aufgezogen und als fünf Monate alte Larve zur Metamorphose gebracht (siehe S. 495). Im zwei Monate alten Tier war das ganze Implantat noch durch seine allerdings

Abb. 31.

So. W. 2. 2. 9 Monate alt. Weisser Axolotl, rechte Seite mit Epidermisimplantat des schwarzen Axolotls. Die Randzone des Implantats ist stark verblasst. 1,7 und 5,4 ×.

schon nicht mehr sehr dichte Pigmentierung kenntlich. Später sind die Pigmentzellen ganz verschwunden, so dass nach der Metamorphose die Flankenhaut wieder völlig weiss erschien.

Anhang:

Die Beeinflussung der Pigmentierung des weissen Axolotls durch Epidermisimplantate der schwarzen Axolotl-Rasse.

Baltzer (1942, unveröffentlicht) hat ähnlich wie Du Shane Epidermis des schwarzen Axolotls auf Keime des weissen Axolotls im Stadium der Neurula verpflanzt und dann die Tiere weiter gezüchtet. Der implan-

Abb. 32.

Se.W.2.1. 9 Monate alt. Weisser Axolotl, rechte Seite mit Epidermisimplantat des schwarzen Axolotls. Die Ränder des grossen Implantats zeigen noch kein Ausblassen. 1,7 ×.

tierte Hautbezirk ist an den einjährigen Tieren (vier Fälle) noch überall zu sehen. Bei einem Tier beschränkt sich die volle, normal schwarze Axolotlfärbung des Implantats allerdings nur noch auf ein kleines, in der Mitte liegendes Areal (Abb. 31). Die helle Randzone enthält nur noch ganz blasse dermale und wenig epidermale Melanophoren. Die Lipophoren fehlen dort ganz. In einem zweiten Fall ist der ganze Implantatbereich blass.

Ein dritter Fall zeigt eine nur schmale blasse Zone dort, wo das Implantat breit ist, eine weitergreifende Verblassung dort, wo das Implantat schmal ausläuft. Beim vierten Tier (Abb. 32) ist das ganze Implantat noch vollständig normal pigmentiert. Dieses bedeckt die ganze hintere Hälfte des Rumpfes auf der linken Seite, ist also sehr gross. Im vier Monate alten Tier war vor und hinter dem Implantat noch ein relativ stark pigmentiertes Gebiet zu sehen. Später hat sich

der vordere Bereich bis auf zwei Flecken entfärbt (Abb. 32, 9 Monate alt). Das linke Hinterbein hat sich an der untern Implantatgrenze entwickelt. Es ist zum Teil mit „Schwarz"-Epidermis bedeckt.

c) Diskussion.

Nach den Versuchen von Harrison (1933) und Du Shane (1935) war es zu erwarten, dass sich unter einem Hautstück des Molches, welches sich auf einem weissen Axolotl entwickelt, die Pigmentzellen des Axolotls ausfärben würden. Die beschriebenen Ergebnisse bestätigen dies und zeigen zudem, dass die Molch-Haut die Pigmentzellen des weissen Axolotls anlockt. Nur dadurch kann ein Pigmentmangel auf der dorsalen Muskulatur direkt oberhalb vom Implantat erklärt werden. Diese Erklärung macht auch eine übernormale Besiedlung kleiner Implantate verständlich. Damit zu verbinden ist ferner die scharfe Begrenzung des ausgefärbten Areals und das scheinbare Fehlen einer Diffusion des Pigmentierungsstoffes in die Umgebung. Eine solche Diffusion wird nicht sichtbar, weil die nächstliegenden Pigmentzellen unter das Implantat wandern, voll auspigmentiert werden und dadurch eine scharfe Grenze bilden.

Andere Beobachtungen sprechen dafür, dass von der Molch-Haut ein Stoff in die Umgebung diffundiert. Bei wae. 3 ist die Ausfärbung von zusätzlichen Melanophoren oberhalb vom Implantat auf diese Weise zu erklären. Dieser Fall und wae. 2 zeigen zudem, dass eine Anlockung auf grössere Distanz wohl nicht in Frage kommt. Das Implantat müsste sonst stärker besiedelt sein. Allerdings liegen bei wae. 3 die auspigmentierten Zellen nur zum Teil u n t e r , zum Teil aber dicht a u s s e r h a l b der implantierten Epidermis, sind also nur zum Teil bis in das positiv wirkende Hautareal selbst hinein gelockt worden. Dies kann jedoch mit der Twitty'schen Vermutung (1936) erklärt werden, wonach die Beweglichkeit der Pigmentzellen nach ihrer Ausfärbung stark abnimmt.

Die Annahme von Du Shane, wonach sich die Propigmentzellen des weissen Axolotls über die Körperseiten zerstreuen, ohne aber sichtbar zu werden, wird durch die vorliegenden Ergebnisse gestützt. Den gleichen Schluss muss man aus den Versuchen von Harrison (1933) ziehen, in denen sich Beinanlagen pigmentierter Arten auf dem weissen Axolotl mit Pigmentzellen dieser Art ausfärbten.

Dass die Melanophoren des weissen Axolotls zu *Triton*-Epidermis viel grössere Affinität besitzen als zu den Geweben des weissen Spendertieres, wird direkt durch die anfänglich starke Ausbreitung der einzelnen Pigmentzellen unter der Implantatshaut veranschaulicht. Sie schmiegen sich dieser mit grösster Fläche an. Diese positive Affinität scheint später abzunehmen, denn die Melanophoren kontrahieren sich in älteren Stadien wieder stärker. Die geringe Grösse der Melanophoren der weissen Rasse könnte demnach durch eine ständige Wirkung einer negativen Affinität der Pigmentzellen zu den sie umschliessenden Geweben zustande kommen. Von dieser Auffassung ausgehend, könnte die scheinbare Anlockung der „Weiss"-melanophoren im *Triton*-Gewebe als Flucht vor dem „Weiss"-gewebe betrachtet werden.

Dass die Pigmentzellen später unter der Molch-Haut verschwinden, muss einem schädigenden Einfluss durch das darunterliegende oder randliche „Weiss"-gewebe zugeschrieben werden. Die oben kurz beschriebenen Experimente von Baltzer (aus dem Jahre 1942) weisen in gleicher Richtung. Scaccini (1934) hat eine ähnliche Beobachtung gemacht: Er hat Haut zwischen alten Axolotln der schwarzen und weissen Rasse (in einem Alter von drei bis zehn Monaten) ausgetauscht. Nach einiger Zeit verfällt die schwarze Haut auf dem weissen Wirt der Entpigmentierung, während sich die weisse Haut auf dem schwarzen Wirt langsam anfärbt. Die Entpigmentierung der schwarzen Haut auf dem weissen Wirt geschieht nach Scaccini unter Entzündungserscheinungen durch Phagozytose.

4. Die Pigmentierung von Triton-Larven mit Implantaten verschiedener Gewebe des weissen Axolotls (Epidermis, Mesoderm, Neuralleiste).

a) Methode.

Operation.

Als Wirt dienten Keime von *Triton palmatus*. Alle Operationen wurden im Stadium der jungen Neurula vorgenommen. Die Implantate bildeten Epidermis, Mesoderm oder Neuralwulst.

Feststellung des Implantatbereichs.

Nach dem Verblassen der blauen Farbe (Nilblausulfat) ist die Axolotl-Haut deutlich an den Oberflächengranula erkennbar. Im Schnitt ist sie

bei der jungen Larve dicker. Die implantierten Mesodermzellen weisen viel Abbaupigment (eventuell von der Vitalfarbe) auf.

b) Ergebnisse.

1. Epidermisimplantate des weissen Axolotls sind zuerst zum grössten Teil pigmentfrei, oft aber am Rand und ganz besonders dorsal mit Melanophoren besetzt. In den mehrere Wochen ältern Stadien werden die Implantate zunehmend pigmentiert.

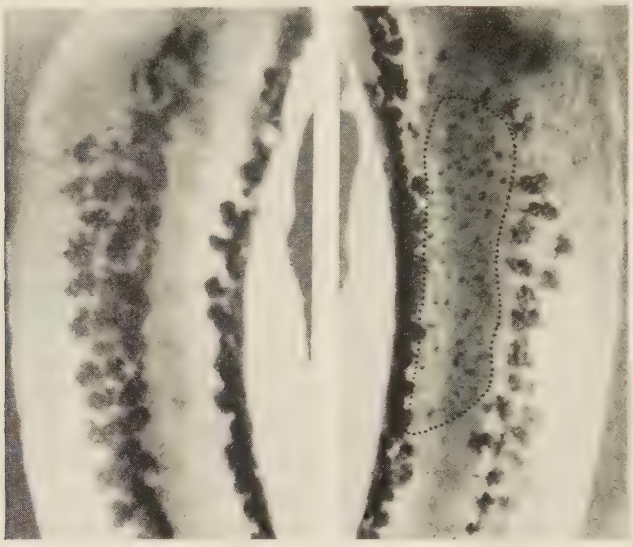

Abb. 33.

WWa.2. Gläsner 34. *Triton palmatus*, rechte Seite mit Epidermisimplantat des weissen Axolotls. Die Punkte im Implantat sind Anhäufungen von primärem Pigment und von Vitalfarbe. 48 ×.

2. Die Wanderung der Pigmentzellen wird durch „Weiss"-Epidermis beeinflusst. Hiefür ist die Ausbildung der Dotterstreifen in den Fällen WWa 1 und WWa 2 (Abb. 33) aufschlussreich. Das Hautimplantat bedeckt in diesen Fällen die Myotombahn der rechten Seite. Der Dotterbereich ist also von der Rückenmediane, von der die Pigmentzellenbesiedelung ausgeht, durch eine vom weissen Axolotl stammende Epidermis-Barriere getrennt. Wie Abbildung 33 zeigt, hat der Dotterstreifen unterhalb des Implantats eine deutlich

geringere Melanophorenbesiedelung erhalten. Statt dessen ist der Dorsalstreifen der Implantatseite, vor allem aber der Dotterstreifen der Gegenseite, breiter und dichter.

3. Auch „Weiss"-muskulatur beeinträchtigt die Wanderung. Bei WWc 2 wurde in eine *Triton*-Neurula ein Axolotl-Neuralwulst (weisser Rasse) zum Teil mit Unterlage verpflanzt. Die Unterlagerung lieferte Myotome. Der Molch erhielt im Hinterrumpf teilweise Muskulatur des weissen Axolotls. Entsprechend der einseitigen Leistenverpflanzung ist die Larve gemischt pigmentiert. Im Bereich des Muskelimplantats ist der Dotterstreifen sehr schmal, arm an Pigmentzellen, und die Streifung ist auffallend sauber.

Ein Vergleich mit dem schon besprochenen Keim WWc 4 (S. 547), wo nur Leiste verpflanzt wurde, zeigt die zusätzliche, die Pigmentierung hemmende Wirkung der implantierten Muskulatur besonders klar. Zur genaueren Erfassung wurden die Melanophoren der ganzen Dotterstreifen vom Vorderbein an bei beiden Larven im Stadium Gläsner 33—34 ausgezählt und in Tabelle 7 zusammengestellt. Die Tabelle zeigt wie die *Triton*- und Axolotl-Melanophoren auf beide Seiten prozentual verteilt sind und welchen Anteil jede Seite an der Gesamtzahl aller Pigmentzellen hat. Die einzelnen Zahlen machen folgende Deutung wahrscheinlich.

Tabelle 7.

WWc 4. Triton mit Neuralwulst des weissen Axolotls rechts.

Zahl der Melanophoren	Rechts	Links	Total
Triton	30%	70%	33%
Axolotl	65%	35%	67%
Total	52%	48%	

WWc 2. Triton mit Neuralwulst und Muskulatur des weissen Axolotls rechts.

Zahl der Melanophoren	Rechts	Links	Total
Triton	20%	80%	48%
Axolotl	50%	50%	52%
Total	35%	65%	

1. Die „Weiss"-muskulatur bewirkt, dass die *Triton*-Melanophoren der andern Seite weniger zahlreich auf die Implantatseite wandern.

Dagegen ziehen mehr Axolotl-Melanophoren auf die Normalseite hinüber. Dadurch wird die Gesamtzahl der Pigmentzellen zu Gunsten dieser Seite verschoben.

2. Der Gesamtanteil der Axolotl-Melanophoren ist bei WWc 2 geringer. Möglicherweise beruht dieser Ausfall darauf, dass die über der „Weiss"-muskulatur liegenden Melanophoren nicht auspigmentiert und damit nicht sichtbar werden. Solche unpigmentierte Zellen mit deutlich grossen Axolotl-Kernen sind in den Schnitten zu sehen.

c) Diskussion.

Du Shane (1939) beschreibt Versuche, wo Neuralleiste mit angrenzender Epidermis des weissen Axolotls, auf schwarzen Axolotl verpflanzt, nur eine geringe Wirkung auf das Pigmentmuster ausübte. Unter dem Implantat waren die Melanophoren in Zahl, Grösse und Verteilung nahezu normal, jedoch grau statt dunkelbraun. In Schnitten zeigte sich, dass die Melanophoren die „Weiss"-Epidermis kaum berühren, während sie sonst der Basalmembran dicht anliegen. Epidermale Melanophoren traten im Implantat nicht auf.

Baltzer (1942, unveröffentlicht) hat vier ähnliche Chimären hergestellt, jedoch ohne die Neuralwülste mitzuverpflanzen. In drei Fällen liegt das Implantat auf dem Dotter ziemlich ventral und reicht nur zum Teil in den Pigmentierungsbereich. Beim vierten Keim bedeckt die „Weiss"-Haut einen Teil der Myotome. Alle Larven zeigen (10—11 Tage nach der Operation) einen sehr deutlichen Pigmentdefekt. Die Grenze des Implantats zeichnet sich im Pigmentmuster allerdings nicht so scharf ab wie im umgekehrten Experiment, da die Transplantationen ungünstiger lagen, und die Fortsätze der Melanophoren die Implantatsgrenze wahrscheinlich weniger scharf inne halten. In den älteren Larven wird der Defekt allmählich ausgeglichen und ist nach drei Monaten nur noch gering. Der Unterschied dieser Ergebnisse zu denjenigen von Du Shane kommt wahrscheinlich durch die sehr dorsale Lage des Implantats bei den Versuchstieren des letzteren zustande. Diese Versuche und die Ergebnisse der eigenen Experimente zeigen, dass Mesoderm des schwarzen Axolotls oder des Molches im dorsalen Bereich des weissen Axolotls allein genügt, um die Pigmentzellen unter der Haut des weissen Axolotls auszufärben.

Der Pigmentierungsdefekt auf der Implantatseite verbunden mit einem vermehrten Auftreten der Pigmentzellen auf der Gegenseite beweist, dass Epidermis und Mesoderm des weissen Axolotls auf die Pigmentzellen junger Axolotl- oder *Triton*-Larven abstossend

oder zum mindesten weniger anziehend wirken als die umliegenden Gewebe der pigmentierten Arten. Diese Erscheinung kommt wahrscheinlich durch Affinitätsdifferenzen zwischen Implantats- und Wirtsgeweben zustande. Es ist aber auch möglich, dass eine negative Chemotaxis mitwirkt. Das langsame Verschwinden der Defekte zeigt eine Änderung des Verhältnisses zwischen Molch-Pigmentzellen und Geweben des weissen Axolotls, die wahrscheinlich stofflich begründet ist und durch Diffusion zustande kommt.

IV. DIE AUSBILDUNG DES LARVALEN PIGMENTMUSTERS BEI TRITON (ALPESTRIS ODER PALMATUS) UND BEIM AXOLOTL.

Zusammenfassende Darstellung.

In diesem Kapitel soll versucht werden, die verschiedenen Beobachtungen und Experimente in einen kausalen Zusammenhang zu bringen. Dieser Versuch bleibt allerdings in manchen Teilen noch sehr hypothetisch. Das Ganze ist nicht als abschliessende Darstellung, sondern eher als Arbeitsplan aufzufassen.

1. Die Herkunft der Pigmentzellen.

Harrison und Du Shane (1934, 1935, 1938) und andere Autoren haben bewiesen, dass Melanophoren, Lipophoren und Guanophoren bei der Normalentwicklung der Urodelen aus der Neuralleiste, also dem Verschmelzungsprodukt der Medullarwülste, stammen. Baltzer (1941) bestätigt dieses Resultat, besonders auch für Guanophoren, und nach vielen eigenen Beobachtungen scheint dasselbe für die epidermalen Melanophoren zuzutreffen (S. 529, 550). Endlich hat Barden (1942) für Amphibien die alleinige Herkunft aller Pigmentzellen des Auges aus der Neuralleiste nachgewiesen. Schon die Möglichkeit, durch Entfernen der Neuralwülste pigmentlose Keime zu erhalten, zeigt, dass in der späten Neurula die Potenz zur Bildung von Pigmentzellen wahrscheinlich auf dieses Material beschränkt ist.

Zum gleichen Ergebnis kam Ilse Fischer (1938) auf anderem Wege. Sie hat Ektodermexplantate von *Amblystoma* in Hühner-

plasma und Hühnerembryonalextrakt gezüchtet, um den Differenzierungsvorgang dieser Zellen näher zu untersuchen. Dabei hat es sich gezeigt, dass im Stadium der Gastrula das ganze Ektoderm noch die Potenz der Pigmentbildung besitzt. Zu Anfang der Neurula beschränkt sie sich (bei dieser Zuchtmethode) auf das Gebiet der Neuralplatte, und etwas später differenzieren sich die Pigmentzellen besonders aus Kulturen mit Randwulstmaterial. Die Autorin kommt zum Schluss, dass „offenbar in der späteren Neurula die zukünftigen Pigmentzellen schon determiniert sind".

Raven (1937) hat mediane Stücke der Neuralplatte von Axolotl orthotop auf *Triton* verpflanzt. Er beobachtete bei solchen Keimen im Implantatbereich eine starke Pigmentierung der Rückenmarkshäute mit besonders grossen Pigmentzellen und vermutet, dass es sich dabei um Axolotl-Melanophoren handelt, die aus der implantierten Basis des Neuralrohrs entstanden sind. Neben der Möglichkeit, dass auch bei der Normalentwicklung Pigmentzellen von der Basis des Neuralrohrs geliefert werden, sind für die Beobachtung Ravens noch zwei Erklärungen denkbar: 1. Das Implantat hatte noch Potenzen zu Pigmentzellbildung und war in seinem Differenzierungszustand dem Wirt gegenüber etwas im Rückstand. Die Eingliederung in die Reaktionssysteme des Wirts gelang nicht vollständig, wodurch sich aus dem Implantat (wie aus einem entsprechenden Isolat) Pigmentzellen entwickelten. 2. Es könnte sich um eine Ansammlung von Wirtsmelanophoren handeln, die von dem Axolotl-Implantat angelockt oder durch grössere Affinität festgehalten worden wären, vergleichbar mit der vermehrten Ansammlung von *Triton*-Melanophoren unter implantierter Axolotl-Epidermis.

Die Frage, ob in der Neurula auch schon der besondere Typus der Pigmentzellen bestimmt ist, konnte noch nicht abgeklärt werden. Es kann sich die Potenz für Pigmentzellenbildung im allgemeinen Sinn in der späten Neurula auf die Medullarwülste beschränkt haben; welcher Art Chromatophoren gebildet wird, braucht jedoch damit noch nicht endgültig determiniert zu sein. Aus der Neuralleiste entstehen ja überdies neben den Pigmentzellen noch Spinalganglien, sympathische Ganglienzellen, Schwann'sche Scheidezellen, Mesenchym des Kopfes und des Flossensaums und Knorpelzellen des Visceralskelettes (Harrison 1938). Wann und wodurch die einzelnen Neuralleistenzellen zu

einem dieser bestimmten Zelltypen determiniert werden, ist noch unbekannt.

2. Das Ausschwärmen.

Nachdem im Rumpf die Medullarwülste miteinander zum dorsalen Teil des Neuralrohrs, der Neuralleiste, verschmolzen sind, fangen ihre Zellen an, sich aus dem festen Verband zu lösen. Sie schwärmen nach allen Seiten, vor allem aber in transversaler Richtung, aus. Von diesen „Propigmentzellen", die später, wenn sie Pigment gebildet haben, zu Chromatophoren werden, schiebt sich ein Teil zwischen die Haut und die Muskulatur; andere kriechen direkt dem Neuralrohr entlang ins Innere (Detwiler 1937).

Dieses Ausschwärmen kann, wenn wir der Holtfreter'schen Grundvorstellung (Holtfreter 1939) folgen, als Folge einer Wandlung der Affinitätsverhältnisse betrachtet werden. Beim Schluss des Neuralrohrs hätten dann die Zellen der Randwülste noch positive Affinität zueinander und zu den benachbarten Zellen der Neuralplatte, aber negative Affinität zu den Epidermiszellen. So hat sich das Neuralrohr schliessen und von der Epidermis sondern können. Die Abgliederung der Neuralleistenzellen vom Rohr (Detwiler, Fig. 3) käme nun dadurch zustande, dass ihre Affinität gegenüber dem Neuralrohr ins negative umschlägt. Als nächster Schritt würde sich anschliessen, dass die Affinität unter den Neuralleistenzellen selbst abnimmt, diese damit die Tendenz erhalten, sich mit möglichst kleiner Oberfläche zu berühren (Detwiler, Fig. 7, 9, 12). In dritter Phase (Detwiler, Fig. 20) käme dazu, dass die Affinität der Propigmentzellen zu Epidermis, wahrscheinlich auch zu den meisten seitlichen Geweben der Umgebung positiv wird. Damit erhalten die Propigmentzellen das Bestreben, sich diesen Nachbargeweben mit einem grossen Teil ihrer Zelloberfläche anzuschmiegen. Aus diesen beiden Vorgängen folgt, wenn wir uns fortan auf die Pigmentzellen beschränken, ein Pigmentzellendruck oder Wanderungsdruck und zugleich eine flächige Form der Zellen. Dieser Druck treibt die Zellen von der Neuralleiste weg in den Körper. Ihm setzt sich ein Widerstand entgegen, der umso grösser ist, je stärker die Affinität der Pigmentzellen zu den Körpergeweben ist und je mehr Zellen fortgeschoben werden müssen, je dichter also das Einwanderungsgebiet schon besiedelt ist. Der Wanderungs-

druck ist umso länger wirksam je mehr Propigmentzellen in der Neuralleiste bereit liegen und je mehr zu dieser Zeit durch Teilung entstehen. Er wird unwirksam, sobald keine Zellen mehr übereinander liegen und sobald sie sich maximal ausgebreitet haben. Dabei würde dieser Ausbreitungszustand abhängen von ihrer positiven Affinität zu den Nachbargeweben und der eigenen Oberflächenspannung.

Beim Ausschwärmen der Propigmentzellen ist möglicherweise neben dem Wanderungsdruck noch eine chemotaktische Anlockung beteiligt, die von verschiedenen Geweben ausgeht und auf kurze Distanz wirkt.

3. Das Streifenmuster.

Durch den Pigmentzellendruck breitet sich eine Schicht von Propigmentzellen zwischen Epidermis und Muskulatur über die

Abb. 34.

aa 1. *Triton alpestris* normal.

a) Gläsner 29. Erstes Sichtbarwerden der Pigmentzellen.
b) Gläsner 33—34. Gleiches Tier, 3 Tage älter. 20 ×.

Körperseiten hinweg bis auf den Dotter aus. Auf diesem Stadium, noch bevor die Pigmentbildung begonnen hat und die Melanophoren damit sichtbar werden (Gläsner Stadium 26), sind die Myotome

noch schmal; die Dottergrenze liegt also noch stark dorsal, so dass sie von den ersten Pigmentzellen bald erreicht wird. Da die Melanophoren zum Dotterbereich [1] mit der darüberliegenden Epidermis eine grössere Affinität haben als zu Muskulatur mit bedeckender Epidermis, bewegen sie sich, sobald sie das Dottergebiet mit den äussersten Fortsätzen erreichen, beschleunigt dorthin. Vielleicht geht vom Dotterbereich auf kurze Distanz auch eine chemotaktische Anlockung aus. Damit lösen sich diese Zellen von ihren dorsalen Nachbarzellen los, und es entsteht ein schmaler, von Pigmentzellen freier Raum direkt oberhalb der Dottergrenze (Abb. 34 *a*). Ist das Pigmentzellenmaterial der Neuralleiste noch nicht erschöpft, so wird eine weitere Zahl von Melanophoren zum Dotter vorstossen und die ersten Ankömmlinge weiter ventral drängen.

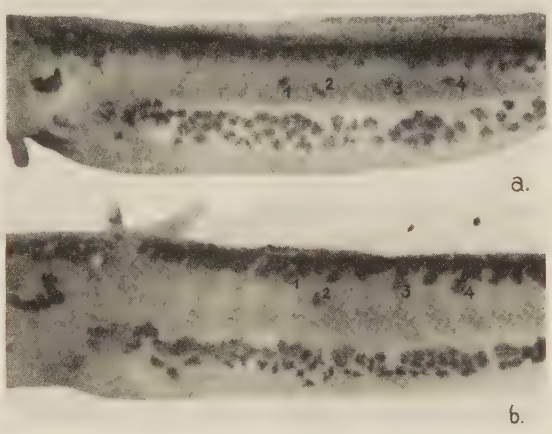

Abb. 35.

asm 2. *Triton alpestris* normal.

a) Gläsner 32.

b) Gläsner 40. Gleiches Tier, 7 Tage älter. Die Melanophoren 1, 3 und 4 haben mit den Pigmentzellen des Dorsalstreifens wieder Kontakt bekommen. 16 ×.

In diesem Zeitpunkt gibt es drei wichtige Änderungen, die in ein bis zwei Tagen zum sichtbaren Streifenmuster der jungen Molch-Larve führen:

1. Durch Wachstum der Muskulatur und Abnahme des Dottermaterials wird die Dottergrenze ventralwärts verschoben.

2. Die Pigmentzellen schliessen sich, soweit sie sich überhaupt noch berühren, wieder näher zusammen. (Eine Erklärung dieses Vorganges lässt sich vorerst nicht geben). Dadurch wird die schon

[1] Siehe Fussnote S. 493.

vorhandene geringe Lücke oberhalb vom Dotter plötzlich breit. Die Melanophoren, welche zum Teil über die Muskulatur hinabreichten, ziehen sich in den Dorsalstreifen zurück. Diese Bewegungen gehen gewöhnlich vor dem Auftreten des Pigments vor sich, so dass beim Sichtbarwerden der Melanophoren schon das saubere Streifenmuster erscheint. In andern Fällen kommt es vor, dass einige Pigmentzellen den Kontakt mit den Nachbarzellen verlieren, einzeln auf der Seitenmuskulatur zurückbleiben und dort sichtbar werden. In Abbildung 35 *a* sind vier solche Melanophoren zu sehen. Abbildung 35 *b* zeigt das gleiche Tier sieben Tage später. Drei der oben genannten Pigmentzellen (Nr. 1, 3, 4) haben den Anschluss an den Dorsalstreifen noch gefunden, die vierte (Nr. 2) ist isoliert auf der Muskulatur liegen geblieben.

Solche Melanophoren verschieben sich nur noch wenig. In Abbildung 36 sind die Ortsveränderungen dargestellt, welche die acht auf der Seitenmuskulatur liegenden Melanophoren der Larve von Abbildung 34 während 20 Tagen ausführten. Die Masse sind von Photographien gleicher Vergrösserung genommen. Um die Wirkung des Längenwachstums auf die gegenseitige Lage der Melanophoren auszuschalten, wurden alle Distanzen proportional so reduziert, dass der Ort für zwei Melanophoren (Nr. 1 und 6) konstant blieb. Die Abbildung gibt also nur die gegenseitige relative Verschiebung der Pigmentzellen an. Die zurückgelegten Distanzen sind gering. Sie übertreffen kaum die Grösse des Durchmessers der ausgedehnten Pigmentzellen. Die Richtung der Bewegung wechselt; man könnte sie also als ungerichtete amoeboide Bewegungen bezeichnen. Wenn die Melanophoren zu solchen Bewegungen in grösserem Ausmass, zumal mit langen Pseudopodien, vor der Auspigmentierung fähig sind, so können Affinitätsdifferenzen in der Umgebung zu weitreichenden, gerichteten Ortsveränderungen führen.

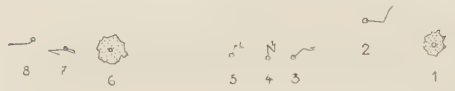

Abb. 36.

Relative Ortsveränderungen der acht bezeichneten Melanophoren von Abb. 34 in 20 Tagen. 1 und 6 sind als fest angenommen und zeigen die durchschnittliche Grösse der Melanophoren. Die Kreise geben den Ausgangsort an. 20 ×.

3. In den Melanophoren bildet sich Pigment. Die Voraussetzung hiefür bildet der in der Epidermis entstehende Pigmentierungsstoff

(Oxydase, Du Shane). Durch den starken Kontakt der Pigmentzellen besonders mit der Epidermis, hervorgerufen durch eine positive Affinität, kann dieser Pigmentierungsstoff in genügender Menge in die Melanophoren diffundieren und eine dort vorhandene Pigmentierungsvorstufe in Pigment selbst umwandeln.

Twitty und Bodenstein (1939) haben gezeigt, dass die Beweglichkeit der Pigmentzellen mit der Ausbildung des Pigments stark zurückgeht. Es ist also gut denkbar, dass schon ein etwas verfrühtes Ausfärben die noch zerstreut liegenden Melanophoren auf der Muskulatur überrascht, ihre Beweglichkeit vermindert und damit das Zusammenrücken in den Dorsalstreifen stört. Solche Larven mit unvollständiger Streifung können hie und da beobachtet werden.

Für die Streifenbildung bei Molch-Larven wäre demnach folgendes nötig:

1) eine genügende, aber nicht zu grosse Zahl von ausschwärmenden Propigmentzellen;

2) grössere Affinität der Pigmentzellen zum Dotterbereich als zu den Myotomen;

3) eine Phase, in der sich die Pigmentzellen wieder zusammenscharen;

4) das Wachstum der Muskulatur und dadurch passives Entfernen der zuerst nahe beieinanderliegenden Streifen.

Nach der hier als Arbeitshypothese skizzierten Anschauung muss die Streifenzeichnung auf folgende Weise gestört werden können:

1. Zu viel oder zu wenig Pigmentzellen veranlassen zu breite oder zu schmale Streifen. Dies ist experimentell noch zu prüfen.

2. Implantation von fremden Geweben (wie Neuralrohr, Epidermis, Muskulatur, Seitenplattenmesoderm oder Entoderm), zu denen die Propigmentzellen andere Affinität als unter normalen Verhältnissen haben. Hierbei ist ein verändertes Ausschwärmen zu erwarten. Experimentell geprüft: Epidermis des schwarzen Axolotls veranlasst die Pigmentzellen mehr nach der Implantatseite zu wandern. Epidermis oder Mesoderm des weissen Axolotls dagegen schwächt den Zustrom auf diese Seite ab (vergl. S. 499 u. 555). Experimente für Seitenplattenmesoderm oder Entoderm fehlen noch.

3. Tritt die Auspigmentierung etwas zu früh ein, so bleiben Melanophoren auf der Muskulatur liegen, weil ihre Beweglichkeit gehemmt ist und sie daher den Anschluss an einen Streifen nicht mehr finden. Versuche, die eine beschleunigte Auspigmentierung bewirken, fehlen noch.

4. Wird die Dottergrenze nach dorsal oder ventral verschoben (durch asymmetrische Ausbildung des Dotters, oder durch verschiedene Stärke der Muskulatur) so verschiebt sich auch der Dotterpigmentstreifen und es ändert sich die Verteilung der Melanophoren dieser Seite. Experimentell geprüft: Ein mehr dorsal gelegener Dotter erhält einen breiteren Dotterstreifen auf Kosten des Dorsalstreifens, während bei stark ventral liegender Dottergrenze der Dotterstreifen nur schmal ist (vergl. S. 546 u. Abb. 27).

Anhang:

Das Pigmentmuster bei der jungen Axolotl-Larve.

Der schwarze Axolotl unterscheidet sich vom Molch in Bezug auf das Entstehen des Pigmentmusters besonders in zwei Punkten:

1. Die Zahl der Propigmentzellen und eventuell auch ihre Vermehrungsgeschwindigkeit ist viel grösser.

2. Zwischen Muskel- und Dotterbereich bestehen für die Pigmentzellen keine wesentlichen Unterschiede in der Affinität.

Infolge dieser beiden Vorbedingungen wird die ganze Seite der Larve bis weit auf den Dotter hinunter pigmentiert. Beim Wachstum der Muskulatur lichtet sich besonders die dorsale Pigmentierung zunächst unregelmässig. Kurz darauf schliessen sich diese Melanophoren in einige Pigmenthaufen, in Querbändern zusammen.

4. Das diffuse Pigmentmuster der älteren Triton-Larve. Beziehung zwischen Melanophorenform und Wanderung.

Während ungefähr zwei Wochen (Gläsner Stadium 30—42) bleibt das erste Pigmentkleid des Molches fast unverändert. Die Melanophoren teilen sich etwa in dem Masse wie das Tier wächst. Die Breite der Streifen ändert sich daher wenig. Jedoch entfernen sie sich mit dem Zurückgehen des Dotters und mit der stärkeren Aus-

bildung der Muskulatur mehr voneinander. Nach einer weiteren Woche (Gläsner Stadium 45) sieht das Tier völlig anders aus. Seine Haut ist fast gleichmässig gesprenkelt, von einem Dotterstreifen

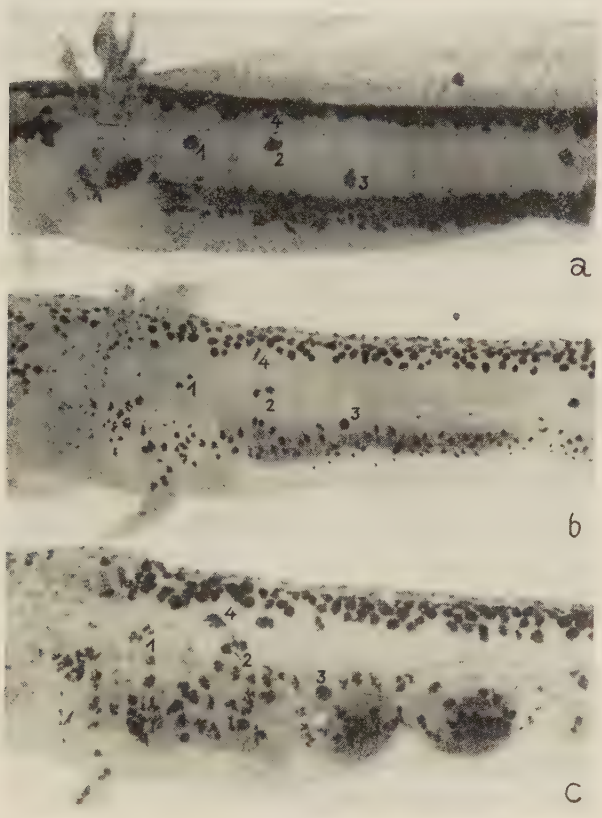

Abb. 37.

asm 3. *Triton alpestris* normal. Übergang zur diffusen Pigmentierung.

a) Gläsner 39.
b) Gläsner 42, 6 Tage älter.
c) Gläsner 44, weitere 4 Tage älter. 16 ×.

ist nichts mehr zu sehen und der Dorsalstreifen hebt sich kaum von der übrigen Pigmentierung ab.

Diese Umänderung ist nach unseren Beobachtungen folgendermassen zustande gekommen: zunächst wird der Dotterstreifen etwas unregelmässig. Einige Zellen verlieren ihre gleichmässig

flächige Form, sie werden astig und fangen an dorsalwärts zu wandern. Die scharfe Dottergrenze löst sich auf. Bald gelangen die dorsalsten in die Nähe der Muskelmitte; andere folgen, und nach vier bis fünf Tagen ist an Stelle des kompakten Dotterstreifens eine bis weit auf die Muskulatur reichende, breite, locker pigmentierte Zone entstanden. Abbildung 37 zeigt diesen Hergang deutlich. Die drei Melanophoren auf der Muskulatur in der vorderen Rumpfhälfte dienen zum Vergleich der Bewegungen als Fixpunkte, da sie sich verhältnismässig wenig verschieben. In der Umgebung von Nr. 3 ist besonders gut sichtbar, wie die Dottermelanophoren dorsal wandern. Sie haben alle astige Form, während die noch ruhenden Pigmentzellen des Dorsalstreifens der Haut flächig anliegen. Auch die Pigmentzelle Nr. 3, die während der ganzen Zeit auf der Muskulatur gelegen hatte, ist gross und flächig und macht keine Anstalten ebenfalls dorsal zu wandern. Genau das gleiche Verhalten ist in allen ähnlichen Fällen zu beobachten. Es sei besonders noch auf Abbildung 8 hingewiesen, die einem Tier ähnlichen Stadiums zugehört. Auch hier bleiben die flächigen Muskelmelanophoren ruhig liegen, während sie von astigen Dottermelanophoren schon überholt werden.

Abb. 38.

2.B.1. Schnitt 3/3. Dermale Melanophoren direkt unter der Epidermis.

a) Schnitt durch einen Hauptast der astigen Wanderform.
b) Schnitt durch eine Melanophore der flächigen Ruheform. 400 ×.

Aus diesem Verhalten der Pigmentzellen ist zu sehen, dass in Bewegung befindliche Melanophoren astig, ruhige dagegen flächig sind. Die astige Form kann als Ausdruck einer geringen Affinität zu den anliegenden Geweben betrachtet werden. Die flächige Form dagegen deutet auf grosse Affinität zum anliegenden Gewebe hin. Abbildung 38 zeigt diese Formtypen im Schnitt: Die bewegliche Astform hat Pseudopodien mit geringer Kontaktfläche, die flächige Zelle aber liegt der Epidermis breit an.

Auch auf die Lage des Kerns hat der Zustand der Zelle — ob ruhend oder wandernd — einigen Einfluss. Die Kerne der Astzellen bleiben bei der Wanderung etwas zurück, d. h. die Plasmafortsätze sind in der Wanderrichtung stark vorgestreckt. In Abb. 39 ist die Lage des Kerns

bei einer grösseren Zahl von wandernden und ruhenden Melanophoren zusammengestellt. Die Zellen gehören dem Hautpräparat ase 5 an, das in Abb. 8 *c* abgebildet ist. Die Lage des Kerns wurde so gemessen, wie es in Abb. 39 *c* dargestellt ist. D. h., es wurde die Entfernung der Kernmitte vom Mittelpunkt der Zelle in Bezug auf ihre gesamte Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung festgestellt. Diese Richtung ist bei den Zellen des Dotterstreifens die Wanderrichtung.

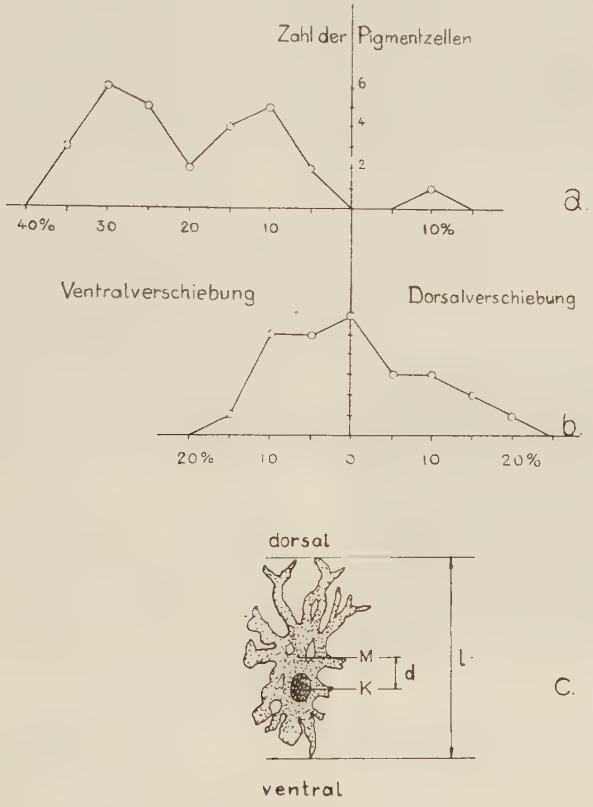

Abb. 39.

Die Lage des Kerns bei astigen (wandernden) und flächigen (ruhenden) Melanophoren (von ase 5, Hautpräparat, Abb. 8 *c*).

a) Astige Melanophoren des sich auflösenden Dotterstreifens zeigen überwiegend einen ventralwärts liegenden Kern.

b) Bei flächigen Melanophoren des Dorsalstreifens liegen die Kerne durchschnittlich in der Zellmitte.

c) Ausführung der Messungen: l = Länge der Pigmentzelle in dorso-ventraler Richtung; d = Abweichung der Kernmitte (K) von der Zellmitte (M); 100 d/l = Ventralverschiebung des Kerns in % der gesamten dorso-ventralen Ausdehnung der Pigmentzelle.

Die so gefundenen Werte wurden in den Kurven der Abb. 39 *a* und *b* eingetragen. Im 0-Punkt der Abszisse sind die Zellen eingetragen, in denen der Kern im Zellmittelpunkt liegt. Nach links schliessen die Zellen mit ventral verschobenen, also „zurückbleibenden" Kernen, nach rechts die Zellen mit dorsal verschobenen Kernen an. An der Ordinate ist die Häufigkeit der betreffenden Zellen abzulesen.

In Abb. 39 *a* sind 28 Melanophoren des Dotterstreifens eingetragen, dessen Zellen, wie oben bemerkt wurde, ihrer Form nach das Wanderungsbild zeigen und in dem untersuchten Stadium eine Tendenz zur Dorsalwanderung haben. Von ihnen hatten 27 einen ventral liegenden Kern. Viele davon waren stark kontrahiert, andere weniger. Damit hängt wohl die zweigipflige Kurve zusammen. Die Abb. 39 *b* enthält 26 Melanophoren des Dorsalstreifens. Diese sind flache Ruhezellen. Bei ihnen ist der Kern gleich häufig nach dorsal wie nach ventral verschoben. Der Mittelwert liegt gerade bei 0.

Aus dem Verhalten der Muskelmelanophoren, die ruhig und flächig bleiben, auch wenn die ventralen, astigen an ihnen vorbei ziehen (Abb. 37 u. 8), geht hervor, dass diese Pigmentzellen verschieden geworden sein müssen. Sie reagieren auf die gleiche Umgebung verschieden. Wahrscheinlich haben sich dabei die ventralen Melanophoren geändert. Die Affinität zu ihrer Unterlage hat jedenfalls abgenommen. Da in dieser Zeit der Reservedotter fast verbraucht ist, dünne Schichten von Bauchmuskulatur sich zwischen Haut und Somatopleura schieben und die Kutisbildung begonnen hat, liegt es nahe, den Grund zu dieser Änderung solchen Umgebungsfaktoren zuzuschieben. Jedoch wirkt sich diese Änderung an den Melanophorenzellen selbst aus, wenigstens für einige Zeit. Später verschwinden die Unterschiede wieder.

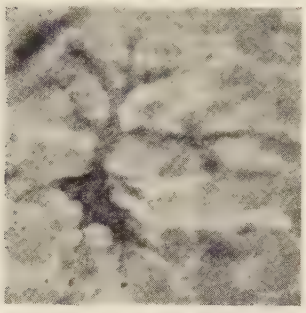

Abb. 40.

ase 3. Gläsner 42—43. Hautpräparat. *Triton alpestris*. Junge dermale Melanophore II. 430 ×.

Während sich der ventrale Pigmentstreifen schon ganz aufgelöst hat, ist der dorsale noch lange Zeit intakt und wird erst später etwas lockerer. Nur wenige Melanophoren wandern ventralwärts bis gegen die Mitte der Muskulatur (Abb. 37, Nr. 4).

Diese Mittelzone wird hauptsächlich durch neu sich ausfärbende

Pigmentzellen, die dermalen Melanophoren II, besiedelt. Sie treten auf kurz nachdem die ventralen Melanophoren angefangen haben, dorsalwärts auszuwandern (Gläsner Stadium 40). Zuerst werden sie im Vorderrumpf, bald aber auch in der ganzen Rumpflänge sichtbar, meistens mitten im Myotombereich. Sie sind zunächst wenig verzweigt und ganz blass (Abb. 40). Später werden sie aber reich verästelt und unterscheiden sich dann von den dermalen Melanophoren I nur noch durch ihre blassere Farbe (Abb. 41). Dieser Unterschied gleicht sich allmählich aus. Die beiden Arten der dermalen Melanophoren sind dann in Bezug auf Lage, Grösse, Form und Farbe gleich.

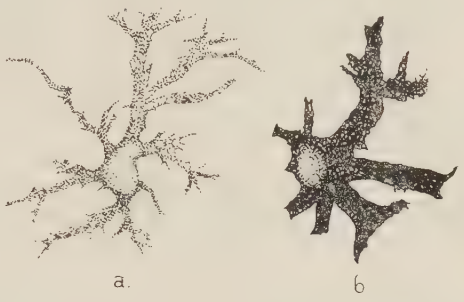

Abb. 41.
Triton alpestris.
a) Junge dermale Melanophore II.
b) Kontrahierte dermale Melanophore I. ca. 300 ×.

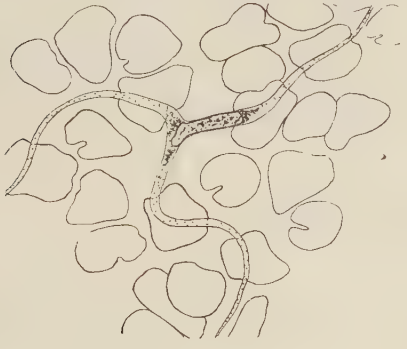

Abb. 42.
ase 3. Gläsner 42—43. Hautpräparat. *Triton alpestris.* „Präsumptive epidermale Melanophore" in der Epidermis des Flossensaums. Die langen Plasmaarme liegen zum Teil in Rinnen der Epidermiskerne. 350 ×.

Es ist möglich, dass die dermalen Melanophoren II von der Neuralleiste aus zunächst dem Neuralrohr und der Chorda entlang gewandert und dann quer durch die Muskulatur hindurch unter die Haut gelangt sind. In Querschnitten junger Streifenlarven können zwischen den Muskelzellen von innen bis aussen viele Wanderzellen beobachtet werden. Dadurch wäre auch das um zwei Wochen verspätete Auftreten dieser Pigmentzellen erklärlich.

Zugleich mit dem Erscheinen der dermalen Melanophoren II werden zuerst im Kopf (Gläsner 42—43), dann spärlich im Rumpf

epidermale Melanophoren sichtbar. Wie aus den Versuchen mit Leistenaustausch hervorgeht, stammen auch sie aus der Neuralleiste. Zur selben Zeit (um Gläsner 43) können in Hautpräparaten vom dorsalen Flossensaum bis auf die Ventralseite herunter Zellen mit länglichen Kernen und langen, aber wenig verzweigten Plasmaarmen in der Epidermis beobachtet werden (Abb. 42). Diese sind oft weniger, oft ziemlich stark mit Pigmentkörnchen beladen und befinden sich zum Teil in Eintiefungen der umliegenden Epidermiskerne. Es ist möglich, dass es sich dabei um präsumptive epidermale Melanophoren handelt. Vielleicht sind es solche Zellen gewesen, die H. Gersch (1942) durch Melanophorenhormon zur Auspigmentierung bringen konnte (vergl. S. 529).

Nachdem die Auflösung des Streifenmusters schon weit fortgeschritten ist, viele dermale Melanophoren II und wenigstens im Kopf schon epidermale Melanophoren erschienen sind, werden zuerst im Flossensaum, in den Beinen und Kiemen Lipophoren sichtbar (Gläsner 46). Zu gleicher Zeit oder etwas später (Gläsner 48) können die ersten Guanophoren beobachtet werden, die besonders im ventralen Flossensaum, in geringer Zahl am ventralen Rand der Melanophorenbesiedlung des Rumpfes und als zusammenhängende Schicht im Peritoneum auftreten. Damit ist die Periode der eigentlichen larvalen Pigmentierung abgeschlossen, denn indem sich die Pigmentzellen von neuem verschieben, teilweise zusammenballen, oder sich überlagern, beginnt schon das Muster des erwachsenen Tieres langsam hervorzutreten.

V. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Zwischen *Triton alpestris* oder *Triton palmatus* und *Amblystoma mexicanum* (schwarze oder weisse Rasse) wurde Neuralleiste, Epidermis oder Muskulatur verpflanzt, vorwiegend im Neurula-, in einigen Fällen im Schwanzknospenstadium. Es wurde der Einfluss der Implantate auf die Bildung des Pigmentmusters untersucht. Bei den jungen Larven von *Triton* ordnen sich die Pigmentzellen jederseits zu einem dorsalen und einem ventralen Streifen an. Im schwarzen Axolotl sind sie gleichmässig über die Körperseite verteilt. Beim weissen Axolotl jedoch wird nur der Rücken und Kopf pigmentiert.

Tabelle 8.

Transplantationen zwischen Triton und schwarzem Axolotl.

	Pigmentzellen	Epidermis	Myotome	Dotterber. Wirt	Implantation	Ergebnis Anordnung der Pigmentzellen im Rumpf	
I	Ax.	Ax.	Ax.	Ax.	—	Normaler Axolotl.	
II	Ax.	*Tr.*	Ax.	Ax.	*Triton*-Epidermis auf Axolotl	*Triton*-Epidermis hat auf das Pigmentmuster der Axolotl-Larve keine Wirkung.	
III	Ax.	Ax.	*Tr.*	Ax.	*Triton*-Myotome in Axolotl	*Triton*-Muskulatur hat auf das Pigmentmuster der Axolotl-Larven keine Wirkung.	
IV	*Tr.*	Ax.	Ax.	Ax.	*Triton*-Neuralwülste beidseitig auf Axolotl	*Triton* - Pigmentzellen bilden in der Axolotl-Larve ein lockeres Streifenmuster. Dotterstreifen dorsal nicht scharf begrenzt.	
V	Ax.	*Tr.*	*Tr.*	*Tr.*	Axolotl-Neuralwülste beidseitig auf *Triton*	Axolotl-Pigmentzellen bilden in der *Triton*-Larve einen deutlich begrenzten Dotterstreifen. Muskulatur locker pigmentiert. Viele Pigmentzellen.	
VI	*Tr.*	Ax.	*Tr.*	*Tr.*	Axolotl-Epidermis einseitig auf *Triton*	Unter der Axolotl-Epidermis ist die Pigmentzellenzahl erhöht. Myotome locker pigmentiert.	
VII	*Tr.*	*Tr.*	Ax.	*Tr.*	Axolotl-Myotome in *Triton*	Keine Wirkung der Axolotl-Muskulatur auf die Verteilung der *Triton*-Pigmentzellen.	
VIII	*Tr.*	*Tr.*	*Tr.*	*Tr.*	—	Normaler *Triton*.	

2. In den Neuralleistenchimären sind die Pigmentzellen von Spender und Wirt am lebenden Tier unterscheidbar (S. 537). Epidermisimplantate können in Präparaten von abgezogener, flach ausgebreiteter Haut nach verschiedenen Merkmalen erkannt werden (S. 496, Abb. 1 u. 2). Die implantierte Muskulatur lässt sich in Schnitten von der Wirtsmuskulatur abgrenzen (Tab. 5; S. 520; Abb. 15, 21, 22).

3. Durch die Analyse der Chimären ergaben sich eine Reihe von Unterschieden in den entwicklungsphysiologischen Bedingungen für die Pigmentierung bei *Triton* und Axolotl. Insbesondere wurden dabei die Faktoren untersucht, die das Streifenmuster der jungen *Triton*-Larve herbeiführen.

4. In Tabelle 8 sind die verschiedenen ausgeführten Kombinationen zwischen *Triton* und schwarzem Axolotl und die Wirkung der Implantate auf das Pigmentmuster zusammengestellt.

5. Aus der Tabelle ergibt sich, dass in Bezug auf das Pigmentmuster zwischen *Triton* und schwarzem Axolotl Unterschiede bestehen, die z. T. durch Umgebungsfaktoren bestimmt sind, z. T. aber den Pigmentzellen selbst innewohnen.

6. Als Umgebungsfaktor übt die seitliche, von dünnem Seitenplattenmesoderm überzogene, dotterhaltige Entodermwand (der „Dotterbereich" oder kurz „Dotter") von *Triton* eine streifenbildende Wirkung auf die Pigmentzellen aus (Tab. 8; V—VIII). Auch die Axolotl-Melanophoren bilden auf *Triton* einen deutlich nach dorsal begrenzten Dotterstreifen (Tab. 8; V).

7. Zwischen *Triton* und Axolotl liegen in Bezug auf das Pigmentmuster Unterschiede auch in den Pigmentzellen selbst: Die *Triton*-Pigmentzellen bilden nämlich im Axolotl-Wirt ein lockeres Streifenmuster, unterscheiden sich also von den Wirtsmelanophoren dadurch, dass sie sich auf Axolotl-„Dotter" etwas ansammeln. Diese Dotterstreifen sind jedoch dorsalwärts nicht scharf begrenzt (Tab. 8; IV).

8. Quantitative Untersuchungen ergaben:

a) Die Zahl der Propigmentzellen, d. h. des in den Neuralwülsten enthaltenen Pigmentzellen bildenden Ausgangsmaterials, scheint für eine Art begrenzt zu sein, ist aber beim Axolotl viel grösser als beim Molch.

b) Epidermis des schwarzen Axolotls bewirkt, einseitig auf *Triton* verpflanzt, ein ungleiches Ausschwärmen der Propigmentzellen aus ihrer Bildungsstätte, der Neuralleiste. Die Implantatseite erhält mehr, die Gegenseite aber weniger Pigmentzellen als normal (S. 499 ff.).

c) Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in den Schemata Abbildung 3 (S. 500) dargestellt und werden ausführlich diskutiert

(S. 509 ff.). Die Diskussion führt zu folgenden Deutungen: Durch Affinität (im Sinne Holtfreters) oder Chemotaxis werden Propigmentzellen angelockt und in bestimmten Gebieten festgehalten. Für ihre Ausbreitung ist ausserdem ihre Zahl und Teilungsgeschwindigkeit von Bedeutung. Diese Faktoren bedingen zusammen mit der Affinität einen bestimmten „Wanderungsdruck". Ferner ist die Dichte der schon vorhandenen Besiedelung, die „Arealsättigung" von Einfluss.

9. Die epidermalen Melanophoren werden wie die übrigen Pigmentzellen ebenfalls von der Neuralleiste gebildet (S. 529, 539, 550).

10. Gewebe des weissen Axolotls üben eine abstossende und schädigende Wirkung auf die Pigmentzellen aus (S. 549 ff.).

11. Es wird versucht, die Wirkungsweise der verschiedenen Entwicklungsfaktoren bei der Bildung des larvalen Pigmentmusters von *Triton* zusammenhängend darzustellen. Für diese Form ist zuerst das oben erwähnte Streifenmuster, dann aber eine zerstreute Anordnung der Pigmentzellen charakteristisch. Als wichtigste Faktoren erscheinen:

a) die Zahl der ausschwärmenden Pigmentzellen;

b) die Affinitätsverhältnisse der Pigmentzellen unter sich und zu den andern Geweben und ihre Änderung im Verlaufe der Entwicklung.

c) das Wachstum der Muskulatur und die Abnahme des Dotters.

VI. LITERATUR.

1940. Baltzer, F. *Über das Verhalten ordnungsfremder Pigmentzellen bei Amphibienlarven (Austausch von Ganglienleiste zwischen Hyla und Urodelen).* Verh. Schweiz. Nat.-forsch. Ges. Locarno 1940.

1941. —— *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. suisse Zool. *48.*

1942. —— *Über Einheit und Spezialisation in der tierischen Entwicklung.* Verh. Schweiz. Nat.-forsch. Ges. Sitten 1942.

1921. Baitsell, G. A. *A Study of the Development of Connective Tissue in the Amphibia.* Amer. J. Anat. *28.*

1942. Barden, R. S. *The origin and development of the chromatophores of the Amphibian eye.* J. exp. Zool. *90.*

1938. Bytinsky-Salz, H. *Chromatophorenstudien, II.* Arch. exper. Zellforsch. *22.*

1941. De Lanney, L. E. *The role of the ectoderm in pigment production, studied by transplantation and hybridization.* J. exp. Zool. *87.*

1929. Detwiler, S. R. *The development of the spinal cord in Amblystoma embryos following unilateral myotomectomy.* J. exp. Zool. *52.*

1936. —— *Neuroembryology.* Experimental Biology Monographs. The Macmillan Comp., New York.

1937. —— *Observations upon the migration of neural crest cells and upon the development of the spinal ganglia and vertebral arches in Amblystoma.* Amer. J. Anat. *61.*

1934. Du Shane, G. P. *The origin of pigment cells in Amphibia.* Science *80.*

1935. —— *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* J. exp. Zool. *72.*

1936. —— *The dopa reaction in Amphibia.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. *33.*

1938. —— *Neural fold derivatives in the Amphibia: Pigment cells, spinal ganglia and Rohon-Beard cells.* J. exp. Zool. *78.*

1939. —— *The role of embryonic ectoderm and mesoderm in pigment production in Amphibia.* J. exp. Zool. *82.*

1936. Elias, H. *Die Hautchromatophoren von Bombinator pachypus und ihre Entwicklung.* Z. Zellforsch. *24.*

1938. Fischer, I. *Über die Differenzierung von Melanophoren und Lipophoren in Ektodermexplantaten von Amblystoma.* Arch. exper. Zellforsch. *22.*

1915. Franz, A. W. *Uni- oder multizelluläre Entwicklung der quergestreiften Muskelfasern.* Arch. mikr. Anat. *87.*

1942. Gersch, H. *Aufbau und Differenzierung des Integumentes vom Axolotl auf Grund einer vergleichenden Untersuchung mit Hilfe vitaler und histologischer Färbemethoden.* Z. mikr.-anat. Forsch. *51.*

1925. Gläsner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris).* Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. G. Fischer, Jena.

1932. Glücksohn, S. *Äussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von Triton taeniatus Leyd. und Triton cristatus Laur.* Roux' Arch. *125.*

1933. Harrison, R. G. *Heteroplastic grafting in embryology.* The Harvey lectures, 1933/34.

1938. —— *Die Neuralleiste.* Ergänzungsh. anat. Anz. *85.*

1939. Holtfreter, J. *Gewebeaffinität, ein Mittel der embryonalen Formbildung.* Arch. exper. Zellforsch. *23.*

1927. Lehmann, F. E. *Further studies on the morphogenetic role of the somites in the development of the nervous system of amphibians. The differentiation and arrangement of the spinal ganglia in Pleurodeles waltli.* J. exp. Zool. *49.*

1929. —— *Die Entwicklung des Anlagenmusters im Ektoderm der Tritongastrula.* Roux' Arch. *117.*

1937. —— *Mesodermisierung des präsumptiven Chordamaterials durch Einwirkung von Lithiumchlorid auf die Gastrula von Triton alpestris.* Roux' Arch. *136.*

1942. Leuenberger, Th. *Das Verhalten der Farbzellen von Triton in Larven der Unke (Bombinator pachypus) bis zur Metamorphose.* Rev. suisse Zool. *49.*

1936. Mangold, O. *Experimente zur Analyse der Zusammenarbeit der Keimblätter.* Naturwiss. *24.*

1935. Marx, L. *Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls.* Ergebn. Biol. *11.*

1937. Raven, Chr. P. *Experiments on the origin of the Sheath cells and sympathetic neuroblasts in Amphibia.* J. comp. Neurol. *67.*

1928. Romeis, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 12. Aufl. R. Oldenbourg, Berlin.

1940. Rosin, S. *Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen (Transplantationen von Amblystoma mexicanum auf Triton palmatus).* Rev. suisse Zool. *47.*

1936. Rotmann, E. u. MacDougald, T. J. *Die Struktur normaler und heteroplastisch transplantierter Epidermis von Triton taeniatus (und palmatus) und cristatus nach der Metamorphose.* Verh. Dtsch. zool. Ges.

1934. Scaccini, A. *Trapianti di pelle in giovani Axolotl di razze albina e nera.* Arch. zool. ital. *20.*

1934. —— *Ulteriori osservazioni sul comportamento della pigmentazione nei trapianti omoplastici di pelle nera su individui albini di Amblystoma mexicanum (Axolotl).* Arch. zool. ital. *20.*

1921. Spemann, H. *Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen Triton cristatus und taeniatus.* I and II. Roux' Arch. *48.*

1936. —— *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* J. Springer, Berlin.

1936. Twitty, V. C. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* I and II. J. exp. Zool. *74.*

1939. Twitty, V. C. and Bodenstein. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* III and IV. J. exp. Zool. *81.*

1934. Weiss, P. *In vitro experiments on the factors determining the course of the outgrowing nerve fiber.* J. exp. Zool. *68.*

1937. Yamada, T. *Der Determinationszustand des Rumpfmesoderms im Molchkeim nach der Gastrulation.* Roux' Arch. *137.*